

Zur Biologie und Ökologie von *Stenoria analis* Schaum, 1859 (Coleoptera: Meloidae) – Ergebnisse einer fünfjährigen Untersuchung des Seidenbienen-Ölkäfers im Botanischen Garten Gießen

HANS BAHMER^{*)} UND JOHANNES LÜCKMANN^{**)}

Abstract

The family of the blister beetles (Coleoptera: Meloidae) is a relatively small group, which consists of 18 species in Germany and is characterised by its parasitic life history. Among them, the family includes the ivy bee blister beetle, *Stenoria analis* Schaum, 1859, which was recorded in West Germany for the first time in 2013 and which develops in the nest of the ivy mining bee, *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, 1993. The beetle was first detected in the botanical garden Gießen in 2016, his host three years before. To investigate the reproductive biology of the beetle and the host finding strategy of the larvae (triungulins), the botanical garden was haunted daily between 2016 until 2020.

No differences were found for the phenological occurrence of the male and female beetles. During their activity period the females produce clutches of at least 117 to 335 eggs, which were deposited e. g. on leaves, faded or still closed flower heads as well as on grasses. Hatching of the triungulins was observed after 15 to 24 days. A few days later, the larvae aggregate to clusters, which may rope down at thready like structures, which were itself made of excretions by the abdominal end of the larvae. These clusters seem to play a central role in the host finding of the triungulins, probably lure male bees by optic and/or chemical mimicry and thus induce a contact (pseudocopulation). At these occasions triungulins switch over to the male bees. The options and limitations of a visual and chemical mimicry, which only can be verified by choose and dummy experiments, are discussed.

^{*)} Hans Bahmer, Nonnenweg 22, 35394 Gießen, Buecherskorpion@t-online.de

^{**)} Dr. Johannes Lückmann, Ernst-Ludwig-Promenade 2a, 64625 Bensheim, jlueckmann@t-online.de

Dieser Beitrag erscheint auch in gedruckter Form in der "Oberhessischen Naturwissenschaftlichen Zeitschrift", Volume 69, Gießen 2021

Based on the observations two separate phases at the host finding are proposed. The first encompasses the period between the hatching of the triungulins and the emergence of the female bees. During this phase, the larvae clusters seem to be very attractive for the male bees, luring the bees to land on them so that triungulins can attach to the bees. The second phase starts with the emergence of the female bees and lasts until the beginning of their nesting activities. During this phase real copulations occur, where the transition of the triungulins onto the female bees takes place and finally find their way into the hosts' nests.

Beside the description of different aspects of the host finding, observations regarding the predation of beetles and clutches are reported as well as the detection of flies visited clutches. The paper ceased with the description of entirely dark coloured, melanic specimen of *St. analis*.

Keywords: ivy bee blister beetle / *Stenoria analis* / biology / ecology / ivy mining bee / *Colletes hederæ* / host finding

Zusammenfassung

Die Familie der Ölkäfer (Coleoptera: Meloidae) ist eine vergleichsweise kleine Käferfamilie, die in Deutschland mit 18 Arten vertreten ist, und sich u.a. durch ihre parasitische Lebensweise auszeichnet. Zu ihr gehört auch der Seidenbienen-Ölkäfer, *Stenoria analis* Schaum, 1859, der 2013 erstmals in Westdeutschland nachgewiesen wurde und sich in den Nestern der Efeu-Seidenbiene, *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, 1993, entwickelt. Sein Nachweis im Botanischen Garten Gießen gelang 2016, der seines Wirtes drei Jahre zuvor. Zur Untersuchung der Reproduktionsbiologie des Käfers und den Möglichkeiten der Wirtsfindung der Triungulinen wurde der Botanische Garten zwischen 2016 und 2020 täglich aufgesucht.

Es zeigte sich, dass sich die männlichen und weiblichen Käfer bzgl. ihres zeitlichen Auftretens nicht unterscheiden. Während dieser Phase legen die Weibchen Gelege von mindestens 117 bis 335 Eiern an z. B. Blättern, verblühten oder noch geschlossenen Blütenständen sowie Gräsern ab, aus denen nach 15 bis 24 Tagen die Triungulinen schlüpfen. Diese bilden nach wenigen Tagen Aggregationen (Cluster), die sich mitunter an einer fadenähnlichen Struktur, die wahrscheinlich aus Ausscheidungen der Larven am Abdomenende gebildet wird, abseilen. Die Bildung solcher Larven-Cluster wird in Verbindung mit dem Wechsel der Triungulinen auf die Wirtsbiene

gebracht. Dabei deuten die Beobachtungen auf das Vorhandensein einer optischen und/oder chemischen Mimikry hin, die dazu dient, Bienenmännchen anzulocken und so zu einer vermeintlichen Paarung (Pseudokopulation) zu verleiten, bei der die Triungulinen auf diese überwechseln. Die beiden Möglichkeiten und Limitierungen einer optischen bzw. chemischen Mimikry, die letztlich nur durch entsprechende Wahl- und Attrappenversuche verifiziert werden können, werden diskutiert.

Aufgrund der Beobachtungen werden zwei Phasen der Wirtsfindung postuliert: die erste umfasst den Zeitraum zwischen dem Schlupf der Triungulinen und dem Erscheinen der Bienenweibchen. In dieser Phase scheinen die Larven-Cluster für die Bienenmännchen sehr attraktiv zu sein, so dass es im Zuge von Pseudokopulationen zum Übertritt der Triungulinen auf die Bienen kommt. Die zweite Phase beginnt mit Erscheinen der Weibchen und dauert bis zum Beginn ihrer Nistaktivitäten. In dieser Phase kommt es zu richtigen Paarungen und dabei zum Überwechseln der Triungulinen auf die Bienenweibchen, wodurch die Larven in die Lage versetzt werden, in die Nester ihres Wirtes zu gelangen.

Neben der Darstellung verschiedener Aspekte der Wirtsfindung werden Beobachtungen zur Prädation von adulten Käfern und Gelegen sowie zum Auftauchen von Fliegen an Gelegen wiedergegeben. Die Arbeit schließt mit der Beschreibung vollständig dunkel gefärbter, melanistischer Exemplare von *St. analis*.

Schlüsselwörter: Seidenbienen-Ölkäfer / *Stenoria analis* / Biologie / Ökologie / Efeu-Seidenbiene / *Colletes hederæ* / Wirtsfindung

Inhaltsverzeichnis

Abstract	7
Zusammenfassung	8
1 Einleitung	11
2 Methode	12
3 Ergebnisse	16
3.1 Aktivitätszeitraum und Anzahl beobachteter adulter Käfer	16
3.2 Paarung	17
3.3 Reproduktion	18
3.4 Larvenentwicklung	21
3.5 Wirtsfindung	27
3.5.1 Möglichkeit a): Wirtsfindung über die Eiablage von <i>St. analis</i> an Efeu	27
3.5.2 Möglichkeit b): Wirtsfindung über die Eiablage an Blüten von Pflanzen in Efeu-Seidenbienenkolonien	28
3.5.3 Möglichkeit c): Wirtsfindung durch Mimikry	29
Optische Mimikry	32
Chemische Mimikry	35
3.5.4 Allgemeine Beobachtungen zu den Anflügen der Bienenmännchen auf die Larven-Cluster	35
3.6 Bedingungen zum Wechsel der Triungulinen auf die Männchen der Efeu-Seidenbiene	38
3.7 Wechsel der Triungulinen auf die Weibchen der Efeu-Seidenbiene	41
3.8 Triungulinen an Männchen von <i>St. analis</i>	41
3.9 Zusammenfassende Phänologie von <i>St. analis</i> und <i>C. hederæ</i>	42
3.10 Weitere Beobachtungen	45
3.10.1 Prädation der Imagines und Eigelege	45
3.10.2 Fliegen an Gelegen	46
3.10.3 Melanismus bei <i>St. analis</i>	48
4 Diskussion	50
4.1 Herkunft des Käfers	50
4.2 Phänologie von <i>St. analis</i>	50
4.3 Reproduktionsvermögen und Larvenentwicklung von <i>St. analis</i>	50
4.4 Wirtsfindung	51
Dank	55
Literatur	56

1 Einleitung

Der Botanische Garten in Gießen gilt als der älteste Universitätsgarten in Deutschland, zu dessen heutigem Areal noch Teile aus seinen Gründungstagen gehören. Er befindet sich im Stadtzentrum, umfasst auf einer Fläche von ca. 3 ha ca. 7500 Pflanzenarten aus aller Welt und bietet zahlreichen Tierarten in der siebtgrößten Stadt Hessens einen wichtigen Lebensraum. Seit 1968 wird der Botanische Garten von H. Bahmer faunistisch untersucht. Seine Erkenntnisse hat er in einem Buch über die Tierwelt des Botanischen Gartens zusammengefasst (Bahmer 2016). 1998 wurde in dem Botanischen Garten ein ca. 60 m² großer künstlicher Sandtrockenrasen mit der dafür typischen Flora angelegt (vgl. Abb. 2), auf dem sich in den folgenden Jahren charakteristische, bodennistende Insekten angesiedelt haben (Bahmer 2020). 2013 gelang H. Bahmer dort auch der Nachweis der dort nistenden Efeu-Seidenbiene, *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, 1993, drei Jahre später auch des Seidenbienen-Ölkäfers, *Stenoria analis* Schaum, 1859, (Frommer & Bahmer 2016, Bahmer 2020) (vgl. Abb. 1), der die Biene als Wirt nutzt und sich parasitisch in ihren Nestern entwickelt (Mayet 1875, Lückmann 2009). Seit etwa Anfang der 1990er Jahre breitet sich die Efeu-Seidenbiene in Süd- und Westeuropa aus und ist mittlerweile aus 15 europäischen Staaten bekannt (vgl. zusammenfassend Lückmann 2017). Parallel dazu vergrößert auch die südwesteuropäische Population ihres Parasiten kontinuierlich ihr Areal (Vereecken et al. 2010) und wurde 2013 erstmals in West-Deutschland nachgewiesen (Niehuis & Lückmann 2013). Die Nähe des Wohnortes des Erstautoren zum Botanischen Garten mit dem räumlich begrenzten und überschaubaren Sandtrockenrasen ermöglichten es, die Biologie und Ökologie des bis dahin nur von wenigen Stellen aus Südwestdeutschland bekannten (Lückmann 2017), ca. 1 cm großen Käfers näher zu untersuchen und so offene Fragen z. B. zur Phänologie der männlichen und weiblichen Käfer sowie insbesondere zur Wirtsfindung zu klären (vgl. Lückmann 2017). Die zwischen 2016 und 2020 gemachten Beobachtungen werden in der vorliegenden Arbeit zusammengefasst, durch viele Bilder illustriert und vor dem Hintergrund bekannter Erkenntnisse diskutiert.

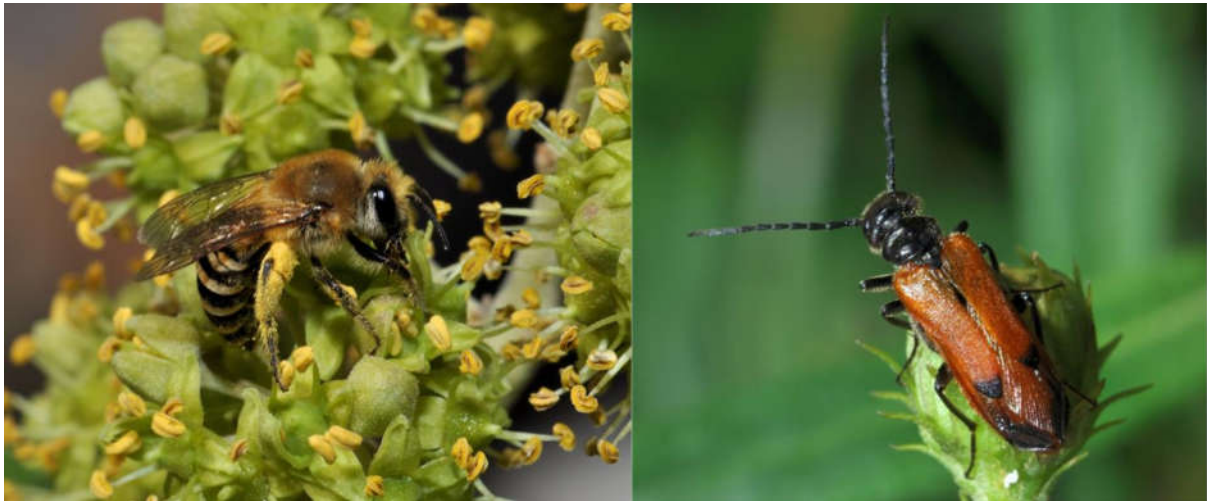


Abb. 1 Die Efeu-Seidenbiene, *Colletes hederæ* und ihr Parasit, der Seidenbienen-Ölkäfer, *Stenoria analis*. Fotos: H. Bahmer

2 Methode

Der Botanische Garten Gießen wurde seit 2010 während der normalen Öffnungszeiten (20. März bis 20. Oktober; Ausnahme 2020: aufgrund von Corona- Betretungsbeschränkungen vom 20. Juli bis zum 30. September), unabhängig vom Wetter und mit Ausnahme des Sonntags täglich von 13:30 Uhr für mindestens eine Stunde aufgesucht (ggf. auch länger, je nach Ziel der Beobachtungen; Abweichung 2020 aufgrund von Corona-Betretungsbeschränkungen: 12:30 bis 13.30 Uhr), so dass zum einen das erstmalige Auftreten von *C. hederæ* und *St. analis* in dem Untersuchungsgebiet dokumentiert werden konnte, zum anderen aber auch das erst- und letztmalige Auftreten der beiden Arten in den verschiedenen Jahren.

Anders als die nah verwandte Art *Sitaris muralis* (Forster, 1771) ist *St. analis* ein guter Flieger. Die Männchen des Seidenbienen-Ölkäfers, die sich normalerweise unauffällig in der Vegetation aufhalten, ließen sich gezielt durch eine noch näher zu beschreibende Methode mit einem Duftstoff anlocken (Bahmer in Vorber.) und umschwärmten den Beobachter (Abb. 3), wodurch sich der Beginn und das Ende der jahreszeitlichen Aktivität im jeweiligen Jahr genau bestimmen ließen.



Abb. 2 Übersicht des Beobachtungstandortes im Botanischen Garten Gießen - ein künstlich angelegter Sandtrockenrasen und sein Umfeld. Foto: J. Lückmann

Die Weibchen waren hingegen nur durch genaues Absuchen des Aufenthaltsbereichs zu finden. Dort waren sie am ehesten bei Paarungen und Eiablagen zu entdecken. Traten die Weibchen alleine auf, waren sie an ihren vergrößerten, eiergefüllten Hinterleibern erkennbar. Diese Beobachtungen dienten zur Bestimmung des Aktivitätszeitraums. Dieser unterliegt damit gewissen Unsicherheiten, geht einer Eiablage immer eine Phase der Eireifung unbekannter Länge voraus. Zum anderen sind Eiablagen nicht immer einfach zu beobachten, da diese oft versteckt an Pflanzen stattfinden und man daher nicht davon ausgehen kann, alle neuen Gelege an einem Tag gefunden zu haben. Insofern sind die Angaben zur Aktivität als Minimumangaben zu verstehen.



Abb. 3 Mit Lockstoff präparierte Mütze führt zur Ansammlung von Männchen des Seidenbienen-Ölkäfers. Fotos: H. Bahmer

Die Gelegegrößen wurde anhand von Fotos durch Zählen der sichtbaren Eier von zehn Gelegen exemplarisch ermittelt. Die Zahl gibt somit zwar nicht die tatsächliche Gelegegröße an, sondern nur einen Mindestwert, da nicht alle Eier auf den Fotos sichtbar waren, allerdings ist die Zahl eine gute Größe zur Einordnung des Gelegeumfangs.

Die Aktivität der Käfermännchen wurde durch Paarungs- und Flugbeobachtungen erfasst, die der Weibchen durch Paarungsverhalten und Eiablagen. Beobachtungen wurden notiert und photographisch dokumentiert.

Aufgrund des Schwarmverhaltens der Männchen ist eine Aussage zur Häufigkeit der Tiere nicht möglich. Ihre Anzahl kann lediglich geschätzt werden.

Der Aktivitätszeitraum der Efeu-Seidenbienen wurde bei den Männchen anhand umherfliegender Tiere, die auf der Suche nach Partnerinnen waren, bestimmt. Bei den Weibchen wurde dieser anhand der Nistaktivität ermittelt. Der Start der Nistaktivität ist ein guter Indikator für das Erscheinen der Bienenweibchen, da

diese sich oft während oder kurz nach dem Erscheinen paaren und bald darauf mit der Suche eines Neststandortes beginnen (vgl. Saxton 2009).



Abb. 4 Bestimmung der Mindesteizahl an einzelnen (a) sowie an nebeneinander deponierten Gelegen (b). Fotos: H. Bahmer

3 Ergebnisse

3.1 Aktivitätszeitraum und Anzahl beobachteter adulter Käfer

Männchen

Die Aktivität der Männchen begann in allen Jahren zwischen Ende Juli und Anfang August und endete i. d. R. zwischen Mitte und Ende August (vgl. Tab. 1). Während der Start der Aktivität in den Jahren 2017 bis 2020 sich maximal mit 8 Tagen unterschied, war das Ende mit einem Unterschied von 17 Tagen variabler, wenn man das Auftreten eines einzelnen Tieres Mitte September 2019 unberücksichtigt lässt. Die Aktivitätsdauer verlängerte sich von 5 Tagen in 2016 über 16 und 19 Tage in 2017 und 2018 auf 30 und 36 Tage in 2019 und 2020.

Während 2016 an den verschiedenen Tagen immer nur ein Käfer beobachtet werden konnte, war die Anzahl der Käfer in den folgenden Jahren aufgrund der Schwarmaktivität der Tiere nicht exakt zu bestimmen. In 2017 waren es bereits mindestens 15, in den folgenden Jahren mindestens 20 bis 30 Tiere.

Weibchen

Die Aktivität der Weibchen begann etwa zwischen Ende Juli und Anfang August und endete etwa Mitte August (vgl. Tab. 1). Die minimale Aktivitätsdauer betrug 6 Tage in 2017 und erhöhte sich über 13 Tage in 2018 auf jeweils 26 Tage in 2019 und 2020.

Damit deckt sich der Aktivitätszeitraum der Weibchen zu einem großen Teil mit dem der Männchen. Zudem zeigten die Männchen kein proterandrisches Verhalten, erschienen also zeitlich nicht oder nicht deutlich vor den Weibchen, und ihre Aktivität endete nicht vor den Weibchen.

Tab. 1 Aktivitätszeitraum der Männchen und Weibchen von *Stenoria analis* zwischen 2016 und 2020.

Jahr	Aktivitäts- zeitraum		Aktivitätsdauer in Tagen [n]		Anzahl Tage mit Eiablagen [n]
	♂	♀	♂	♀	
2016	07.08. – 11.08.	k. B.	5	k. B.	-
2017	02.08 – 17.08.	09.08. [°] - 14.08. ^{°°}	16	6	2
2018	28.07 – 15.08.	30.07. ^{°°} - 11.08. ^{°°}	19	13	7
2019	26.07 – 24.08.(06.09.*)	27.07. ^{°°°} - 21.08. ^{°°}	30 (43*)	26	3
2020	27.07. – 31.08.	27.07. ^{°°°} - 21.08. ^{°°}	36	26	9

k. B. = keine Beobachtung; * ein Exemplar; ° Paarung; °° Eiablage; °°° mit Eiern gefüllter Hinterleib

In allen fünf Jahren des Vorkommens konnte niemals die Aufnahme von Nahrung beobachtet werden.

3.2 Paarung

Die Paarungen der Käfer fanden in der Vegetation in einer Höhe von etwa 30 Zentimetern statt. Dabei saßen die Paare an den für den Sandtrockenrasen typischen Pflanzen in senkrechter Körperhaltung (Abb. 5, Abb. 6) mit dem Kopf nach oben oder hingen mit dem Rücken nach unten an mehr oder weniger horizontalen Pflanzenteilen (Abb. 5). Das Weibchen unterschied sich von den schlankeren Männchen deutlich durch den prall mit Eiern gefüllten Hinterleib. Paare wurden auch immer wieder durch andere einzelne oder mehrere Männchen attackiert (Abb. 6). Verscheuchte man die männlichen Konkurrenten mit dem Finger, ließ sich das Paar bei seinen Aktivitäten nicht stören, sondern krabbelte einem mitunter sogar auf die Hand.

Die ersten Paarungen 2019 wurden 13 Tage nach der ersten Beobachtung von Weibchen mit vergrößertem Abdomen festgestellt, 2020 war dies nach 7 Tagen der Fall.

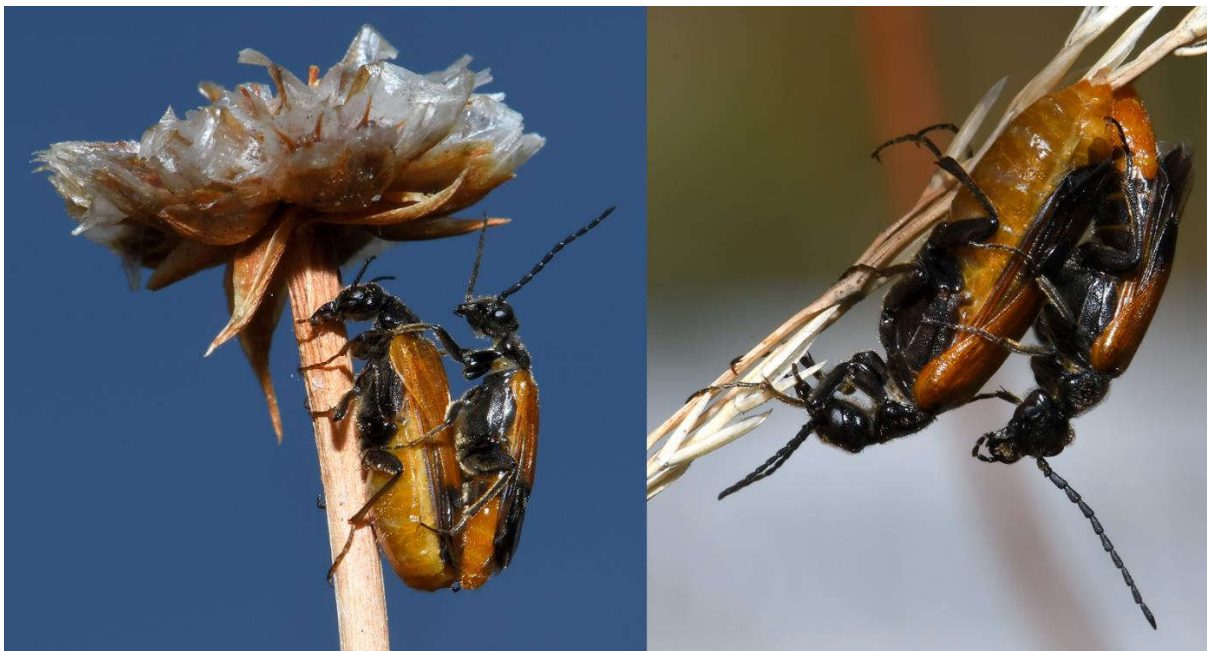


Abb. 5 Verschiedene Paarungsausrichtungen. Fotos. H. Bahmer



Abb. 6 Störung eines Paares durch andere Männchen. Fotos. H. Bahmer

3.3 Reproduktion

2017 konnten fünf Eiablagen / Gelege beobachtet bzw. gefunden werden. Zwei Gelege befanden sich auf der Unterseite der verblühten Blütenstände von Sand-Grasnelken (*Armeria elongata*) (Abb. 7). Diese waren dort so gut getarnt, dass ein drittes erst gefunden wurde, nachdem die Larven bereits geschlüpft waren, obwohl das Gelege nur wenige Zentimeter von den bereits bekannten an der Pflanze klebte. Ein Weibchen legte seine Eier an den noch geschlossenen Blütenstand des Natternkopf-Habichtskrauts (*Hieracium echinoides*) (Abb. 8a) und ein weiteres auf die zwei zusammengehörenden Nadeln einer Schwarzkiefer (*Pinus nigra*) (Abb. 8b). Die Gelege befanden sich in Höhen von 30, 80 und 200 cm.

In den Jahren 2018, 2019, 2020 wurden Eiablagen bzw. Gelege an eingetopften Schösslingen in unmittelbarer Nachbarschaft (1 bis 2 Meter) zum Sandtrockenrasen beobachtet. Diese Gelege wurden in der Regel in Augenhöhe oder sogar noch weit darüber angebracht (Abb. 8c). Ein von einem der Gärtner gefundenes Gelege an Dinkel (*Triticum aestivum* subsp. *spelta*) (Abb. 8d) befand sich in zehn Meter Entfernung von der Efeu-Seidenbienenkolonie. Weiterhin konnte ein Weibchen dabei beobachtet werden, wie es seine Eier an zwei bereits vorhandenen, älteren Gelegen ablegte. Dabei unterschieden sich die beiden älteren Gelege zum einen in der Ausrichtung der Eier sowie aufgrund der Unterschiede im Entwicklungszustand auch in ihren Farben voneinander (Abb. 8e). Bei dem Weibchen war auch zu sehen, wie sich

beim Legen die klebrigen Eier auf den eigenen Körper des Tieres schoben und erst beim Abfliegen lösten (Abb. 8f).

Am 20.08.2020 konnte auf einem gefiederten Blatte einer Esche (*Sorbus spec.*), neun Gelege und ein Larven-Cluster gefunden werden (Abb. 9), auf zwei anderen weitere sechs.

Gelege des Seidenbienen-Ölkäfers bestanden aus mindestens 117 bis 335 ca. ein Millimeter langen, blassbraun/beigen bis hellgelben und zusammenklebenden Eiern (vgl. Abb. 4). Je nach Unterlage war das Gelege durch seine Farbe mehr oder weniger gut getarnt (Abb. 7).

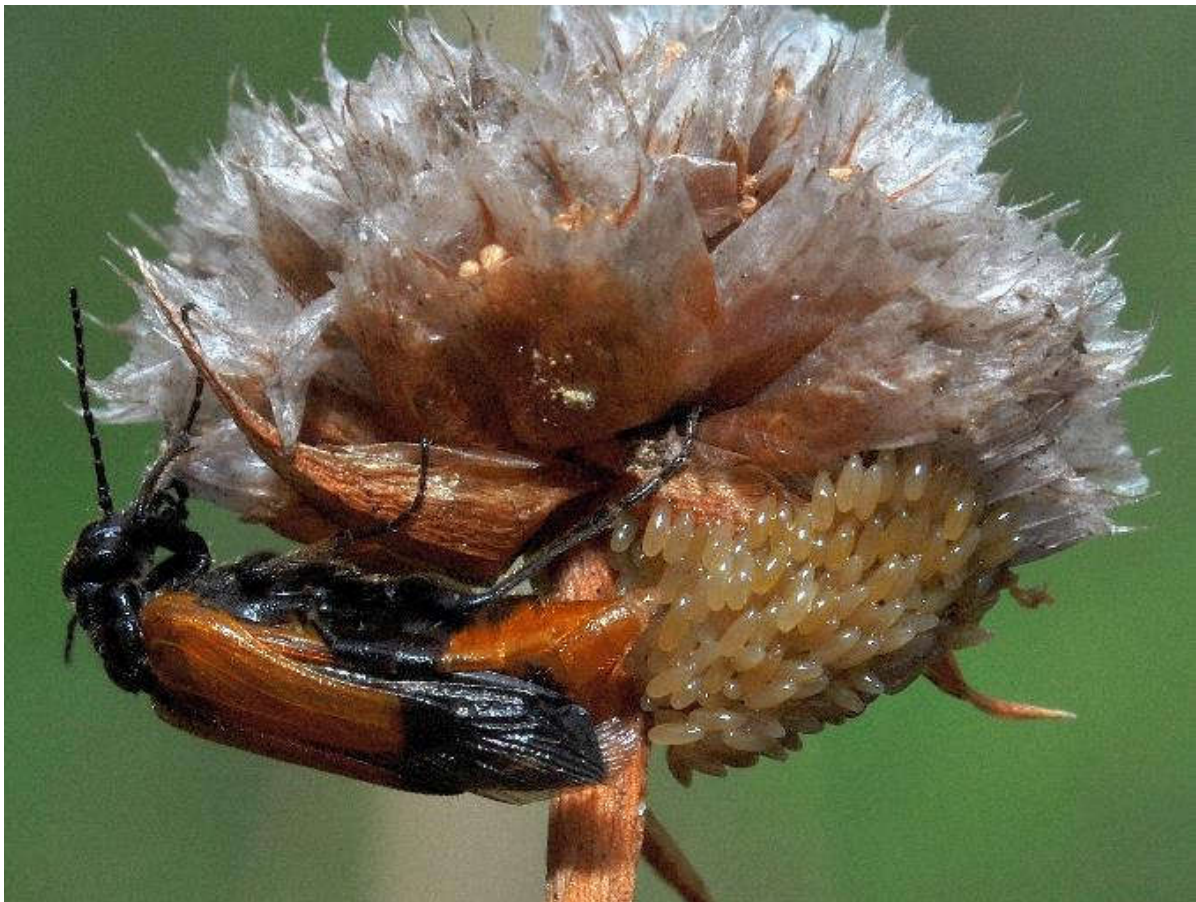


Abb. 7 Eiablage an verblühtem Blütenstand einer Grasnelke. Foto: H. Bahmer



Abb. 8 Eiablage an Habichtskraut (a), Schwarzkiefer (b), Birke (c), Dinkel (d); dritte Eiablage an einer Stelle (e); Panne bei der Eiablage (f). Fotos: H. Bahmer



Abb. 9 Neun Eigelege (rot umrandet) und ein Larven-Cluster (orange umrandet) auf einem Fiederblatt einer Esche am 20.08.2020. Foto: J. Lückmann

3.4 Larvenentwicklung

Nach der Eiablage ließ sich in den folgenden Tagen die Entwicklung der Larven im Inneren der Eier beobachten: zunächst die farbliche Veränderung des Dotters, gefolgt durch das Sichtbarwerden der Embryonen mit einer zunehmenden Differenzierung und Segmentierung der Körperabschnitte, Augen und Beine (Abb. 10a - c). Wenige Tage vor dem Ende der Entwicklung verfärbten sich die entwickelnden Larven dunkel und verdeutlichten so ihre Reifung und den nahenden Schlupf. Die Entwicklung von der Eiablage bis zum Schlupf der Larve dauerte zwischen 15 und 24 Tage.

Die geschlüpften Larven (Abb. 12) hatten eine Länge von etwa 1,5 Millimetern. Während der Kopf, die Beine und das erste Thorax-Glied hellbraun gefärbt waren, waren die übrigen Thorax-Elemente sowie das Abdomen i.d.R. deutlich dunkler. Jeder Fuß wies eine verbreiterte, spatelartig geformte Klaue auf sowie zwei ebenfalls verbreiterte Borsten. Aufgrund dieser Ausbildung der Klauen wird das erste Larvenstadium der Ölkäfer auch Dreiklauer oder Triunguline genannt.

Die kräftigen Kiefer der Triungulinen waren auf ihrer Innenseite deutlich gezähnt (Abb. 12d) und ermöglichten es den Tieren beispielsweise sich an den Haaren ihrer Wirte festzuhalten (vgl. Kap. 3.5).

Die Triungulinen bildeten nach dem Schlüpfen zunächst einen ziemlich ungeordnet wirkenden Klumpen, auf dem noch die leeren Eihüllen zu sehen waren (Abb. 10d, Abb. 11a). Am nächsten Tag hatten sich die Larven wie auf einem Nadelkissen angeordnet, so dass die braunen Köpfe der sich dicht beieinander befindlichen Larven nach außen zeigen (Abb. 10e, Abb. 11b). In dieser Phase waren die Larven sehr aktiv. Insbesondere bei direkter Sonneneinstrahlung war eine besonders starke Bewegung aller Larven zu erkennen. Näherte sich ein Objekt (Finger, Wattestäbchen, Biene) dem Cluster, war zu beobachten, wie sich die Triungulinen diesem entgegenstreckten und mit den Beinen greifende Bewegungen machten (vgl. Kap. 3.6).



Abb. 10 Entwicklung der Eier zu Larven: frisch abgelegte Eier mit homogenem Inhalt an einer Sand-Grasnelke (a); erste Segmentierungen der Embryonen sowie Augen erkennbar (b); weitere Differenzierung in Kopf, Thorax mit Extremitäten und Abdomen, dunkle Verfärbung des Hinterleibssegmente (c); frisch geschlüpfte Larven unter den leeren Eihüllen (d); Larven-Cluster mit dicht zusammenstehenden Larven und nach außen zeigenden Köpfen (e). Fotos: H. Bahmer



Abb. 11 Frisch geschlüpfte Larven unter den Eihüllen auf zwei Kiefernadeln (a); Cluster mit nach außen gerichteten Köpfen (b). Fotos: H. Bahmer

Manche der Larven-Cluster verblieben ohne Veränderung auf ihrer Unterlage, andere dagegen spannen ein weißes Gespinnst und seilten sich dann an einem unterschiedlich dicken, weißen Faden ab (Abb. 13, Abb. 14, Abb. 15). Oft waren diese im noch kurzen Zustand sehr dick und wurden dann mit zunehmender Länge (in einem Fall im Labor bis zu 10 cm) immer dünner, konnten jedoch auch bei geringen Längen dünn sein.

Unklar ist, woraus und wie die Larven die Fäden gebildet haben. Denkbar wäre zum einen, dass sie aus dem Proteinmaterial der Eihüllen (Chorion) erzeugt werden, wobei dann zu klären wäre, wie die Bildung erfolgt. Andererseits und viel wahrscheinlicher ist, dass die Fäden, die auch in einigen Fällen abseits der leeren Eihüllen hervorgebracht wurden und bei denen im dickeren Zustand eine gleichmäßige Struktur zu erkennen ist, durch Ausscheidungen aus Spinndrüsen am Abdomenende der Larven gebildet wurden. Vergrößerungen von Bildern von Larven-Clustern und Videos unterstützen diese Annahme. Sie würde auch die regelmäßig beobachtete Verlängerung des Fadens erklären.



Abb. 12 Größe (a) und Habitus (b) der Triungulinen; Klaue (c) und Kopf (d) mit kräftig gezähnelten Kiefern in Detailansicht. Fotos: H. Bahmer



Abb. 13 Unterschiedlich dicke Fäden sich abseilender Larven-Cluster. Fotos: H. Bahmer



Abb. 14 Fotos zu aufeinanderfolgenden Zeitpunkten von sich abseilenden Larven-Clustern: 13:20 Uhr (a), 14:05 Uhr (b), 15:10 Uhr (c). Fotos: H. Bahmer



Abb. 15 Nach außen zeigende Larven mit ständigen Positionswechseln (a); unterschiedlich langer Faden mit daran laufenden Larven (b, c). Fotos: H. Bahmer

Bei kleineren Clustern hielten sich die Larven vor allem mit ihren Nachschiebern an den Fäden fest und zeigten mit ihren Köpfen nach außen. Die vielen großen Knäuel bestanden hingegen aus einem eher ungeordneten, dynamischen „Kern“, der für die Bildung des Fadens und der Fixierung des Clusters daran sorgte sowie einer äußeren Schicht, in der die Köpfe der Larven wie auf einem

Nadelkissen nach außen gerichtet waren. Die Larven-Cluster waren keineswegs statische Gebilde, sondern innerhalb der Cluster bewegten sich die Larven ständig hin und her, und es kam zu Positionswechseln (Abb. 15). Weiterhin kletterten Larven den Faden hinauf und hinab, streckten sich einem sich dem Cluster nähernden Objekt entgegen und machten mit den Beinen greifende Bewegungen. Gelegentlich richteten sich die Larven eines Clusters auch ohne erkennbare äußere Einflüsse ruckartig etwas auf.

3.5 Wirtsfindung

Darüber, wie die Triungulinen von *St. analis* und die Weibchen ihres Wirtes, *C. hederæ* zusammenkommen und die Larven so den Weg in das Bienennest finden, gibt es bisher keine eindeutige Erklärung. Mehrere Möglichkeiten erscheinen aber denkbar. Fest steht zum einen, dass man die Käferlarven sowohl auf männlichen als auch weiblichen Efeu-Seidenbienen findet (Abb. 16), zum anderen, dass die Wirtsfindung aufgrund der im Vergleich zu anderen Ölkäfer-Arten geringen Zahl abgelegter Eier sehr effektiv sein muss.

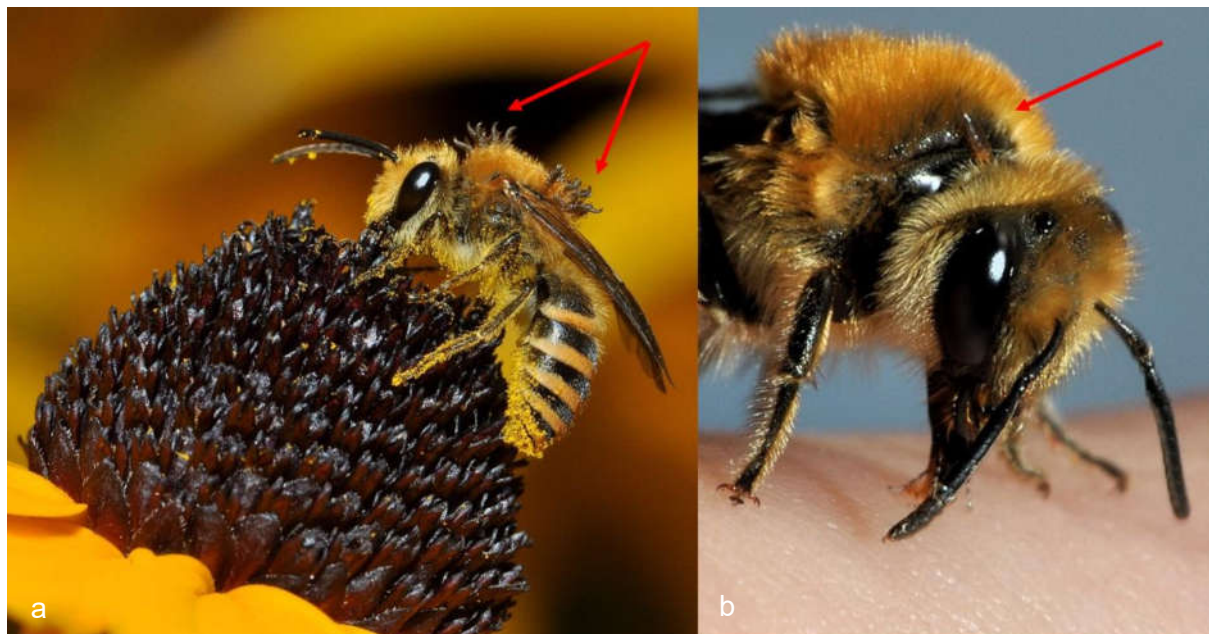


Abb. 16 Männchen (a) und Weibchen (b) von *Colletes hederæ* mit Triungulinen.
Fotos: H. Bahmer

3.5.1 Möglichkeit a): Wirtsfindung über die Eiablage von *St. analis* an Efeu

Da die Weibchen der Efeu-Seidenbienen bevorzugt an Efeublüten den Pollen für den Nachwuchs sammeln und die Männchen wegen der Weibchen und des Nektars ebenfalls dort anzutreffen sind, wäre es vorstellbar, dass die Weibchen

von *St. analis* ihre Eier an Efeublütenknospen deponieren, so dass die später schlüpfenden Larven beim Blütenbesuch ihrer Wirte mit diesen dort zusammentreffen. Dieser Weg der Wirtsfindung erscheint grundsätzlich dort möglich, wo sich Efeu-Seidenbienen Nistplätze in der Nähe befinden. Ist das nicht der Fall, wäre die Wahrscheinlichkeit der Wirtsfindung zu gering. Allerdings wurden von uns nie Gelege oder Larven von *St. analis* an blühendem Efeu beobachtet (Abb. 17).



Abb. 17 Weibchen der Efeu-Seidenbiene beim Pollensammeln (a); Männchen der Efeu-Seidenbiene auf Efeu bei der Aufnahme von Nektar (b). Fotos: H. Bahmer

3.5.2 Möglichkeit b): Wirtsfindung über die Eiablage an Blüten von Pflanzen in Efeu-Seidenbienenkolonien

Eine zweite Möglichkeit der Wirtsfindung könnte darin bestehen, die Eier an den Blüten von Pflanzen in einer Efeu-Seidenbienenkolonie oder in deren unmittelbaren Nähe abzulegen. Solche Blüten würden mit einer hohen Wahrscheinlichkeit zumindest von den Bienenmännchen aufgesucht. Am Beobachtungsort im Botanischen Garten erfolgt jedoch der Erstkontakt der Larven mit ihrem Wirt sicher nicht über den Blütenbesuch von nahrungssuchenden Bienen, denn keiner der Larven-Cluster befand sich auf oder an einer offenen Blüte. Es wurden zwar die Eiablage an einer noch geschlossenen Blüte (Abb. 8a) sowie drei Gelege unterhalb eines offenen Blütenstandes gefunden (vgl. Abb. 18b), aber in allen drei Fällen waren die Blüten bereits abgeblüht bis die Larven schlüpften. Die Triungulinen saßen dann teilweise auf dem Fruchstand und waren dort in kleine Häufchen getrennt (Abb. 18d, e).



Abb. 18 Gelege an blühendem Habichtskraut (a, b); frisch geschlüpfte Larven (c); Larven auf dem Fruchtstand, die durch dessen Öffnung in kleinere Gruppen aufgeteilt wurden (d, e). Fotos: H. Bahmer

3.5.3 Möglichkeit c): Wirtsfindung durch Mimikry

Die vor den Weibchen schlüpfenden Männchen der Efeu-Seidenbienen halten sich in der Kolonie bei ihren Suchflügen nach Weibchen in der Regel nur wenige Zentimeter über dem Boden auf. Erscheint ein Bienenweibchen, erfolgt gewöhnlich eine sehr heftige Reaktion der Bienenmännchen: einzelne bis zahlreiche Männchen stürzen sich auf das Weibchen oder auf ein Paar (vgl. Abb. 19). Dabei kommt es zur Bildung von großen Konglomeraten, die als Fortpflanzungskugeln bezeichnet werden (Bischoff et al. 2004), Faustgröße erreichen und aus bis zu 50 Männchen bestehen können (Saxton 2009).

Es ist vorstellbar, dass sich bei *St. analis* ein Mechanismus entwickelt hat, den starken Fortpflanzungstrieb der männlichen Bienen für die Wirtsfindung der

Larven auszunutzen, indem durch Mimikry die Existenz eines Weibchens imitiert wird, die Männchen so zu einer vermeintlichen Paarung (Pseudokopulation) zu verleiten und die Triungulinen, nach einer späteren Paarung des Männchens mit einem echten Bienenweibchen auf dieses überwechseln und so letztlich in die Nester von *C. hederæ* gelangen. Einen entsprechenden Mechanismus vermuteten Vereecken & Mahé (2007) und Mahé (2008), konnten dies jedoch nur unter manipulierten Bedingungen zeigen, in dem sie Larven-Cluster in Bienenkolonien platzierten.



Abb. 19 Paarungen der Efeu-Seidenbienen (a) werden oft durch zahlreiche Männchen gestört, die sich auf ein Paar oder auf ein Weibchen stürzen und dabei Fortpflanzungskugeln bilden (b). Fotos: H. Bahmer

In der Tat konnte im Untersuchungszeitraum immer wieder beobachtet werden, wie Bienenmännchen solche Cluster zum einen inspizierten, zum anderen sie anfliegen und so mit den Triungulinen in Kontakt kamen, was als Pseudokopula interpretiert wird (vgl. Saul-Gershenz & Millar 2006). Bei dieser Gelegenheit wechselten die Larven auf die Bienenmännchen (Abb. 20, Abb. 26). Ein solches Verhalten wäre durch eine optische und/oder chemische Mimikry erklärbar. Durch reine Beobachtungen lässt sich dazu keine endgültige Aussage machen.

Zudem konnte 2019 auch einige Male beobachten werden, wie Larven-Cluster von Wespen (Deutsche Wespe, *Vespa germanica* Fabricius, 1793) oder Fliegen (u.a. *Eustalomyia hilaris* Fallen, 1823) angefliegen wurden. Während die Wespen kurz vor einer Landung abbogen oder nach einer Landung ohne große Kontaktaufnahme weiterflogen, hielten sich die Fliegen länger dort auf (Abb. 21). Dabei interessierten sie sich aber nicht für die Cluster selbst, sondern für das Gespinst (Abb. 21c) oder für scheinbar tote Larven (Abb. 21d) (vgl. Kap. 3.10.2). Ein Überwechseln von Triungulinen wurde nicht beobachtet.



Abb. 20 Inspizierung (a) und Kontakt (b) eines Bienenmännchens mit einem Larven-Cluster. Fotos: H. Bahmer



Abb. 21 Von Deutschen Wespen (a, b) und Fliegen (*Eustalomyia hilaris* (c), *Diptera* indet. (d)) angeflogene Larven-Cluster. Fotos: H. Bahmer

Optische Mimikry

Bei einer optischen Mimikry würden die Larven-Cluster mit den nach außen zeigenden braunen Köpfen der Triungulinen optisch ein Bienenweibchen nachahmen. Verstärkt würde der Eindruck möglicherweise noch durch die Bewegungen der Käferlarven, welche sich intensivieren, sobald sich ein Objekt dem Cluster nähert, was ein sich bewegendes Bienenweibchen vortäuschen könnte. Hinzu kommt, dass ein sich abseilender Larvenhaufen durch die Luftbewegungen hin- und herschwingt. Da Insekten durch ihre aus vielen Einzelaugen (Ommatidien) bestehenden Facettenaugen ein mehr oder weniger fein gerastertes, gepixeltes Bild ihrer Umwelt wahrnehmen, ist dessen Auflösung deutlich niedriger als das eines Linsenauges. So entsteht durch die Komplexaugen mit ihrem räumlichen Auflösungsvermögen und der Verrechnung im Nervensystem ein anderes Bild, als das, was wir sehen. Durch Aufrasterung wurde versucht, dieses Phänomen zu visualisieren (Abb. 22, Abb. 23). Die Käferlarven könnten so allein aus optischen Gründen mit Bienenweibchen verwechselt werden. Da die Partnerfindung und das Paarungsverhalten bei *Colletes* durch Pheromone gesteuert wird (vgl. Saxton 2009), ist es vorstellbar, dass es bei einem Mangel an Geschlechtspartnerinnen und daher ohne entsprechende Duftmarken zu Paarungsversuchen auch mit nur scheinbar geeigneten Partnerinnen kommen kann.

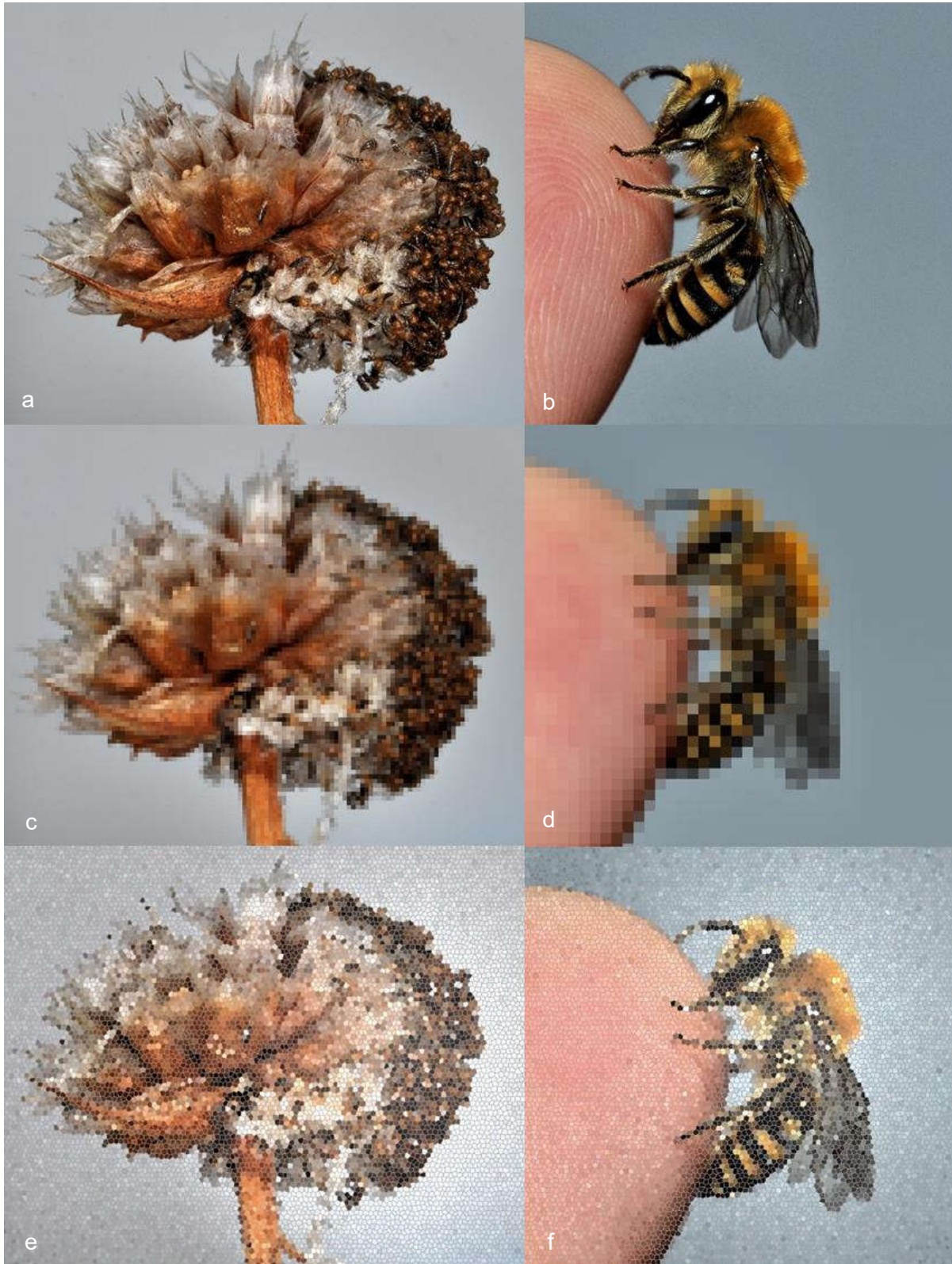


Abb. 22 Aufrasterung eines Larven-Clusters (a, c, e) und eines Bienenweibchens (b, d, f) mit seitlichem Blick zur Visualisierung, wie ein Bienenmännchen mit seinen Facettenaugen die Umwelt wahrnehmen könnte. Fotos: H. Bahmer

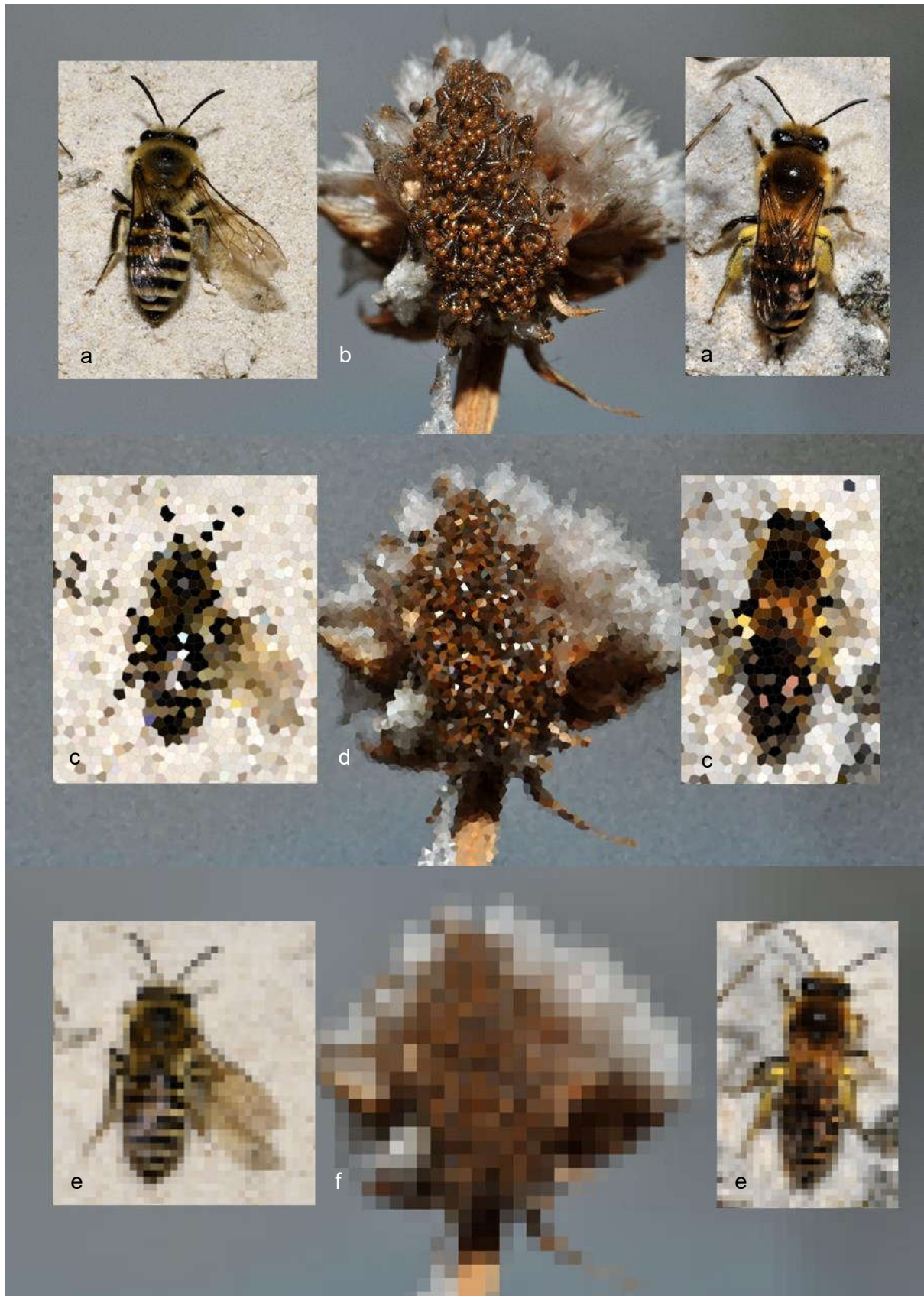


Abb. 23 Aufrasterung zweier Bienenweibchen (a, c, e) und eines Larven-Clusters (b, d, f) mit Blick von oben. Fotos: H. Bahmer

Chemische Mimikry

Da sowohl bei Honigbienen als auch bei Wildbienen Pheromone bei der Geschlechterfindung eine Rolle spielen, besteht die Möglichkeit, dass die Larven der Käfer die Fähigkeit haben, solche Stoffe zu produzieren, damit ihre Wirte täuschen und so anlocken können. Ein Hinweis darauf ist der Anflug eines Männchens am 09.09.2019 auf einen Cluster, der sich auf der Unterseite eines zunächst von oben angeflogenen Eichenblatts befand (Abb. 24).



Abb. 24 Anflug auf einen Larven-Cluster, der sich auf der Unterseite eines Eichenblatts befand (a) mit anschließender Pseudokopulation und Larvenwechsel (b). Fotos: H. Bahmer

3.5.4 Allgemeine Beobachtungen zu den Anflügen der Bienenmännchen auf die Larven-Cluster

Ähnlich wie von Vereecken & Mahé (2007) beschrieben, wurden 2017 und 2018 abgeblühte Sand-Grasnelken, auf denen sich jeweils ein Larven-Cluster mit nach außen gerichteten Köpfen befand, auf den Boden in der Kolonie der Efeu-Seidenbiene abgelegt. Sofort stürzten sich einige Männchen auf die Blütenstände, so dass die Bienen wenig später mit Triungulinen besetzt waren (Abb. 25).



Abb. 25 Anfliegen von Larven-Clustern durch männliche Efeu-Seidenbienen (b, d), nachdem abgeblühte Sand-Grasnelken (a, c) auf den Boden in der Kolonie abgelegt wurden. Fotos: H. Bahmer

Unter nichtmanipulierten, natürlichen Verhältnissen konnten 2019 und 2020 regelmäßig Anflüge von Bienenmännchen auf die Larven-Cluster in Augenhöhe (1,80 m) beobachtet und auch ein paarmal fotografiert werden. Es schien, als durchstreiften die männlichen Bienen suchend die Vegetation. Hatten sie einen Larven-Haufen entdeckt, schwebten sie kurzzeitig in einer Entfernung von 10 bis 20 Zentimeter vor ihrem Ziel auf der Stelle. Man hatte dadurch den Eindruck, als würden sie ihr Ziel fixieren (Abb. 20a, Abb. 26a, d), auf das sie dann zusteuerten, oft kurz davor aber wieder abbogen.

Regelmäßig, aber nie sehr häufig, konnten auch Landungen der Bienen auf den Clustern beobachtet werden. Bei diesen Kontakten kippten die Männchen mit dem Thorax nach unten weg, weil sie sich mit den Beinen und dem Hinterleib in dem weißen Gespinnst, an dem die Larven saßen, mehr oder weniger verhedderten. Wenige Sekunden später waren die Bienenmännchen mit Triungulinen übersät. Die Bienen versuchten sich durch heftige Bewegungen von den Fäden zu befreien, was dazu führte, dass diese sich unter dem Gewicht und den Bewegungen der Biene dehnten, länger und länger wurden, und schließlich rissen und die Bienen dadurch nach unten stürzten (Abb. 26b, c, e, f). Bei den meisten Anflügen befand sich der Larven-Cluster im Gesichtsfeld der Bienen. 2019 wurden zwei Anflüge von männlichen Efeu-Seidenbienen auf Larven-Cluster beobachtet, bei denen die Larven zunächst nicht im Blickfeld der Bienen lagen, da sie sich auf der den Bienen abgewandten Seite von Blättern

befanden (vgl. auch Abb. 20a und Abb. 24). Dadurch hatte man den Eindruck, dass ein gezielter Anflug stattgefunden hätte.

Die Bienenmännchen versuchten sich durch Putzen mit dem mittleren Beinpaar von den Larven zu befreien, was jedoch aufgrund der Fähigkeit der Larven sich mit den Kiefern und Fußklauen an den Bienen festzuhalten, kaum gelang. Unmittelbar nach dem Befall waren die Larven zunächst über den gesamten Bienenkörper verteilt, ordneten sich dann aber bevorzugt auf der Oberseite des Thorax an, mit dem Kopf nach unten, um sich mit den Mandibeln und den Beinen an den Haaren festzuklammern. Diese Anordnung der Larven auf den Bienenmännchen ist am häufigsten gegeben, wenn man sie später auf Blüten sah (Abb. 27). Möglicherweise stört der Larvenbefall an dieser Stelle die Biene bei ihren Aktivitäten am wenigsten.

Wie stark der Sexualtrieb der Bienenmännchen sein konnte, zeigt der Fall eines Männchens, bei dem sich bereits einige Larven auf dem Thorax befanden, das aber trotzdem wieder einen Larven-Cluster anflog und dabei erneut Triungulinen auf die Biene wechselten (Abb. 26d, e, f). Die Attraktivität der Cluster auf die Bienenmännchen hält nach den Beobachtungen auch dann noch an, wenn die Weibchen mit den Nistaktivitäten beschäftigt sind.



Abb. 26 Ein Bienenmännchen steuert einen Larven-Cluster an (a), bleibt an dem Gespinst hängen und Larven wechseln auf die Biene (b, c); ein anderes Männchen, bei dem bereits Larven auf dem Thorax sitzen, inspiziert einen Larven-Cluster, und befreit sich nach dem Kontakt, bei dem weitere Larven übergewechselt sind (e) erfolgreich aus dem Gespinst (f). Fotos: H. Bahmer

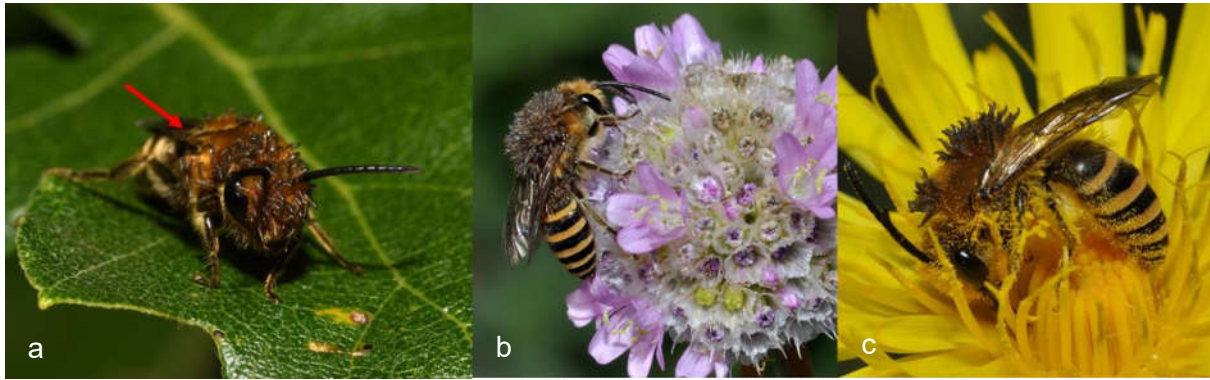


Abb. 27 Die Triungulinen sind nach dem Kontakt der Biene mit dem Cluster über nahezu den ganzen Körper verteilt. Die Biene versucht sich mit dem mittleren Beinpaar zu putzen (Pfeil) (a). Die Larven halten sich später aber bevorzugt auf der Oberseite des Thorax auf (b, c). Fotos: H. Bahmer

3.6 Bedingungen zum Wechsel der Triungulinen auf die Männchen der Efeu-Seidenbiene

Um festzustellen, welchen Bedingungen erfüllt sein müssen, damit die Larven auf Bienenmännchen überwechseln, wurden erste, kleine Experimente durchgeführt. Dazu müssen sich die Larven im richtigen Entwicklungszustand befinden. Frisch geschlüpfte Larven, die noch kein Cluster-Verhalten zeigen, eignen sich dazu genauso wenig wie überalterte, träge Exemplare.

Bei Berührung eines Larven-Clusters mit dem Finger, wechselten keine Triungulinen über (Abb. 28a). Wurde dieser Cluster jedoch mit einem Wattestäbchen berührt, gab es ein paar Larven, die sich daran festhielten (Abb. 28b). Demnach dürfte der auslösende Reiz sich an einem „anfliegenden Objekt“ festzuklammern, eine gewisse Rauigkeit der Oberfläche sein, welche durch die Behaarung der Biene gegeben ist. Dies ist jedoch nicht der alleinige Faktor, der das Übersiedeln der Triungulinen auslöst.

Als ein frischtotes Bienenmännchen von *C. hederæ* mit einer Pinzette an den Larven-Cluster gehalten wurde, fand eine wesentlich heftigere Reaktion der Larven statt (Abb. 30). Es kam zu der typischen Larvenkette zwischen Cluster und Biene, die auch bei einem Anflug durch Bienenmännchen zu beobachten ist (vgl. Abb. 26). Zudem war die Biene sofort mit vielen Larven übersät. Neben der Wahrnehmung von Unterschieden in den Oberflächen von Wattestäbchen und Biene, könnten weitere Faktoren vorhanden sein, um ein geeignetes Objekt zu identifizieren, so dass die Triungulinen schnell und in großer Zahl und damit effektiv auf die Bienen wechseln.

Interessant war, dass die ursprünglich über den Kopf des Wattestäbchens verteilten Larven (Abb. 29a) sich nach vier Minuten bereits wieder zu einem neuen (kleinen) Larven-Cluster zusammengefunden hatten (Abb. 29b). Es

entspricht damit zum einen dem in der Natur zu beobachtenden Verhalten, dass sich die Larven nach dem Überwechseln auf die Biene zunächst fast über den gesamten Körper verteilen und später dann auf der Thorax-Oberseite befanden, mit dem Kopf nach unten ausgerichtet, wie Stecknadeln auf einem Nadelkissen (Abb. 27). Zum anderen ist dieses Verhalten auch bei Larven-Clustern nach einem Anflug durch ein Bienenmännchen zu beobachten, bei dem nie alle Larven überwechseln und die zurückgebliebenen Tiere sich danach zu einem oder mehreren neuen, kleineren Larvenklumpen formieren (Abb. 31), um erneut Bienen anzulocken (vgl. Kapitel 3.5.3).



Abb. 28 Berühren eines Larven-Clusters mit (a) einem Finger und (b) einem Wattestäbchen. Fotos: H. Bahmer



Abb. 29 Verteilung der Triungulinen zunächst auf dem Stäbchenkopf (a), nach vier Minuten einen neuen Cluster bildend (b). Fotos: H. Bahmer



Abb. 30 Berühren eines Larven-Clusters mit einem toten Bienenmännchen und dem anschließenden, massenhaften Überwechsel der Triungulinen. Fotos: H. Bahmer

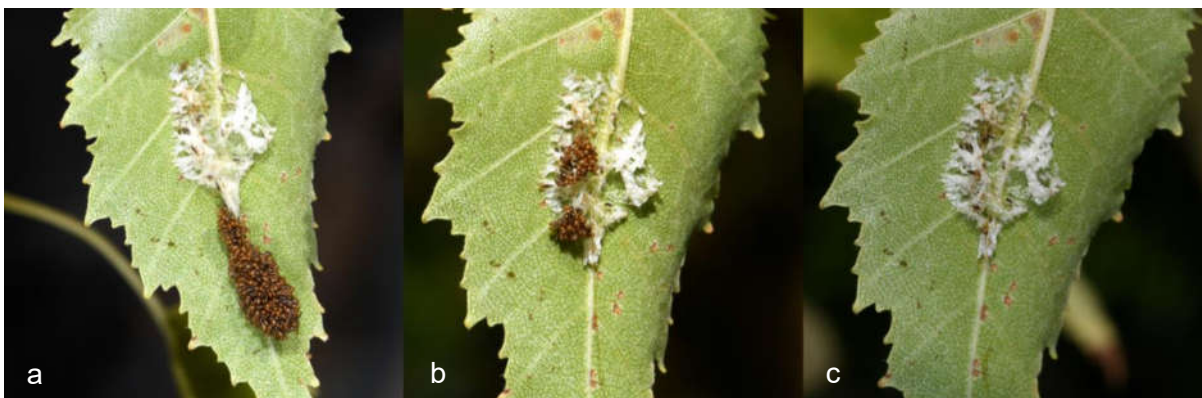


Abb. 31 Larven-Cluster an einem Blatt (a), von dem die nach einem Bienenkontakt übrig gebliebenen Larven zwei neue Cluster gebildet haben (b), die ihrerseits nach einem weiteren Anflug vollständig auf eine Biene gewechselt sind (c). Fotos: H. Bahmer

3.7 Wechsel der Triungulinen auf die Weibchen der Efeu-Seidenbiene

Ein Übertrag der Triungulinen von den Männchen auf die Weibchen ist nur aufgrund der in Kapitel 3.5 dargelegten Gründe während der Paarung der Bienen möglich. In den fünf Jahren konnte lediglich einmal, am 01.09.2016, also in dem Jahr, in dem *St. analis* erstmals im Botanischen Garten nachgewiesen wurde, die Kopula von einem mit Triungulinen besetzten Bienenmännchen mit einem Weibchen beobachtet werden (Abb. 32a). Die Paarung dauerte etwa 8 Minuten. Zwei Tage später wurde ein Bienenweibchen mit einigen wenigen Triungulinen am Flügelansatz (Abb. 32b) und am Kopf (Abb. 32c) gesichtet.

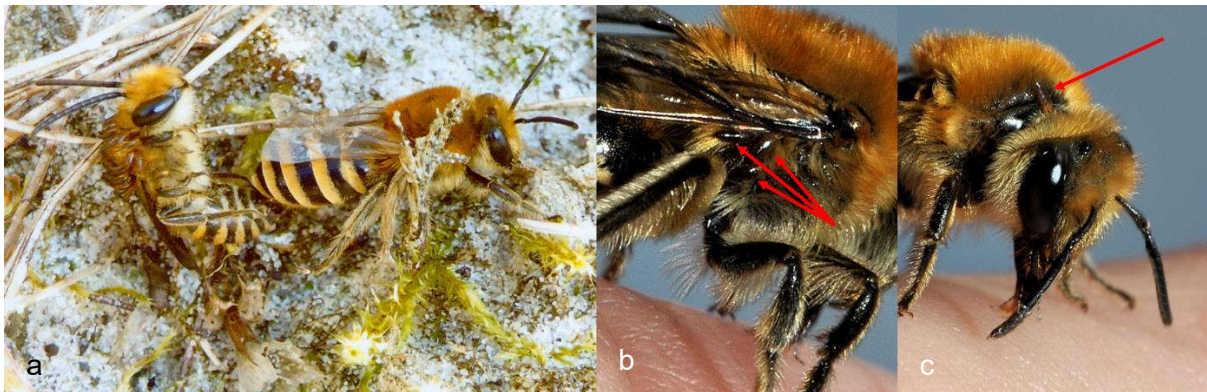


Abb. 32 Kopula eines mit Triungulinen besetzten Männchens der Efeu-Seidenbiene am 01.09.2016 (a); Triungulinen an einem Bienenweibchen am 03.09.2016 (b, c). Fotos: A. Polenz (a), H. Bahmer (b, c)

3.8 Triungulinen an Männchen von *St. analis*

Unter den Männchen von *St. analis*, die am 24.08.2020 herumflogen, wurde ein Tier beobachtet, welches selbst mit insgesamt elf Triungulinen besetzt war (Abb. 33). Diese befanden sich auf dem Kopf sowie oben auf dem Thorax, seitlich am Thorax bzw. auf der Thoraxunterseite. Da auch Imagines von *St. analis* behaart sind, dürften die Kriterien für die Larven zum Festhalten erfüllt sein. Wenn eine raue Oberfläche allerdings der einzige Reiz ist, den die Larven benötigen, um sich an einem Objekt festzuhalten, kann das wie in diesem Fall in eine Sackgasse führen. Diese Larven werden nie in ein Bienenneest gelangen können. Darüber, wie es zu dem Kontakt zwischen Käfermännchen und Triungulinen kam, kann nur spekuliert werden. Wenn es kein Zufall war, könnte das Männchen aber auch einen Larven-Cluster mit einem arteigenen Weibchen verwechselt haben. Auf jeden Fall zeigt diese Beobachtung, dass sich die Larven auch an anderen Insekten festhalten, wenn sich die Gelegenheit dazu ergibt.



Abb. 33 Mit Triungulinen besetztes Männchen von *Stenoria analis*. Foto: H. Bahmer

3.9 Zusammenfassende Phänologie von *St. analis* und *C. hederæ*

Das zeitliche Auftreten der Männchen, Gelege und Triungulinen von *St. analis*, der männlichen Wirtsbienen von *C. hederæ* mit und ohne Triungulinen sowie der Nistaktivität der weiblichen Bienen in 2020 wird in folgendem Phänogramm zusammengefasst (Abb. 34). Obwohl der Untersuchungszeitraum in dem Jahr aufgrund der zeitlich beschränkten Betretungserlaubnis des Botanischen Garten durch die Corona-Betretungsbeschränkungen bis zum 30.09.2020 begrenzt war, sind die wichtigen Aktivitätsperioden abgedeckt.

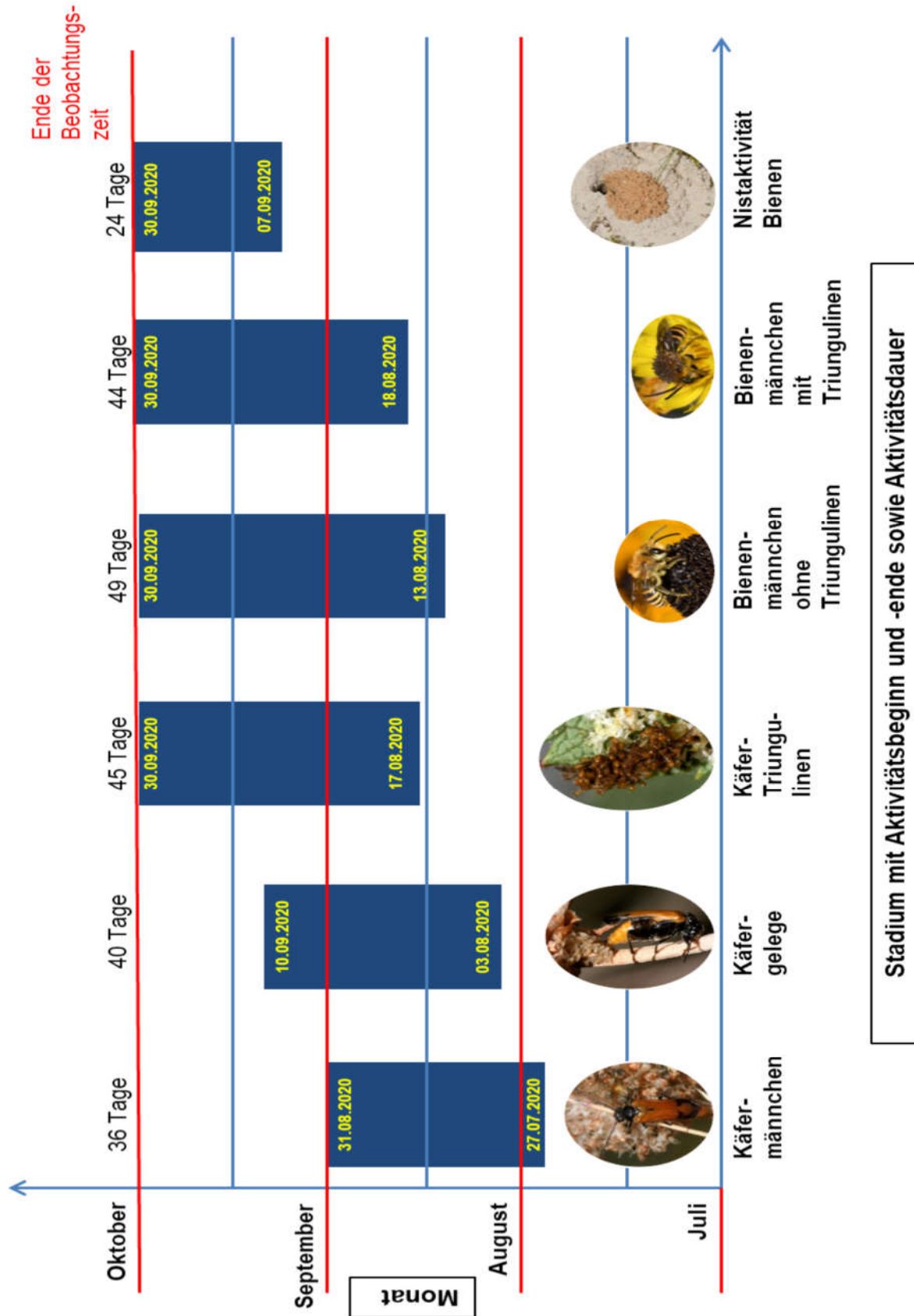


Abb. 34 Phänogramm der Männchen, Gelege und Triungulinen von *St. analis*, der männlichen Wirtsbienen von *C. hederæ* mit und ohne Triungulinen sowie der Nistaktivität der weiblichen Bienen in 2020.

Aus dem Auftreten von eiablagebereiten Weibchen und Eiablagen lässt sich schließen (vgl. Tab. 1), dass die Weibchen und Männchen von *St. analis* 2020 etwa zeitgleich erschienen und verschwanden. Erste Gelege bzw. Eiablagen wurden vom 03.08.2020 an beobachtet, die ersten Triungulinen 14 Tage später. Wenige Tage, bevor die ersten Triungulinen auftraten, waren bereits die ersten Bienenmännchen aktiv. Nahezu synchron mit dem Auftreten der Larven waren auch mit Triungulinen besetzte Männchen zu finden. Die ersten Bienenweibchen traten, basierend auf der Beobachtung von Nistaktivitäten etwa drei Wochen nach den Männchen auf. Der Start der Nistaktivitäten ist ein guter Indikator für den Aktivitätsbeginn, da diese i. d. R. kurz nach der Paarung beginnen (Bischoff et al. 2004, Saxton 2009). Dies bedeutet auch, dass das Zeitfenster, in dem die Triungulinen-Cluster Bienenmännchen anlocken konnten und nicht in Konkurrenz zu den Bienenweibchen standen 2020 etwa zweieinhalb Wochen betrug.

Obwohl Triungulinen-Cluster, Bienenmännchen ohne und mit Triungulinen sowie Bienenweibchen bis zum Ende des Beobachtungszeitraums zu beobachten waren, sanken mit dem Beginn der Nistaktivitäten die Chancen für die Triungulinen, die es bis dahin nicht geschafft haben auf ein Weibchen zu wechseln deutlich ab, da die Weibchen sich ab dann i. d. R. nicht mehr paaren (Saxton 2009). Trotz alledem kann es noch zu weiteren Pseudokopulationen kommen, wie am 30.09.2020, als ein letztes Männchen bei Temperaturen von 13°C auf der Suche nach paarungsbereiten Weibchen war, die es aber nicht mehr gab. Stattdessen flog es in einen der letzten auf dem vertrockneten Blütenstand einer Sand-Grasnelke sitzenden Triungulinen-Cluster (Abb. 35).

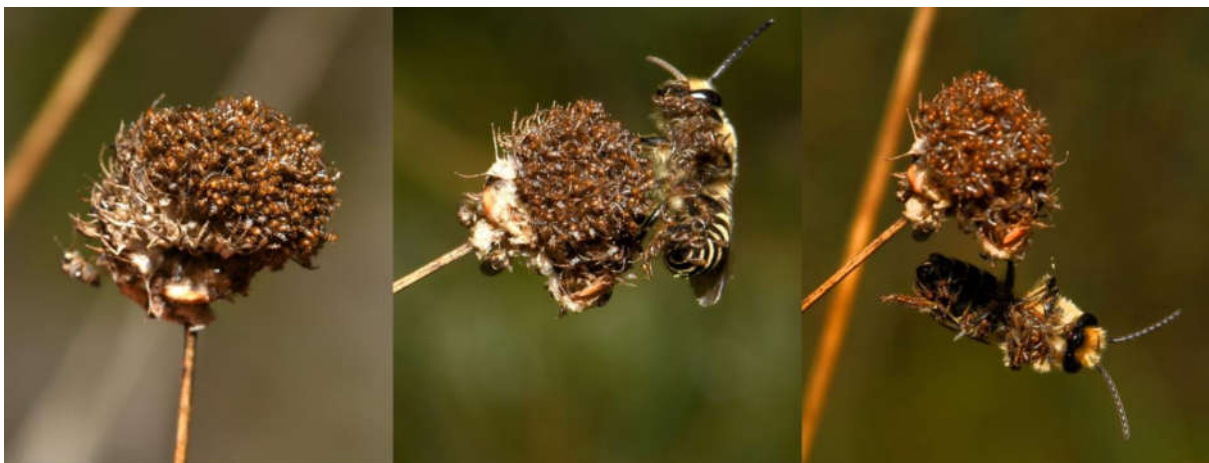


Abb. 35 Diese Triungulinen gehören zu den Verlierern, da sie zwar noch von einem Männchen der Efeu-Seidenbienen angefliegen werden und auf die Wildbiene überwechseln können. Da aber alle Weibchen schon mit dem Eintragen von Pollen in ihre Nester beschäftigt sind und sich i. d. R. nicht mehr paaren, gelangen die Larven nicht mehr in ein Wirtsbienennest. Fotos: H. Bahmer

3.10 Weitere Beobachtungen

3.10.1 Prädation der Imagines und Eigelege

2019 erschien mehrere Tage hintereinander ein junges Rotkehlchen, schnappte sich umherschwirrende Käfer aus der Luft und fraß sie auf (Abb. 36). Dabei ließ es sich nicht von der Wartracht der cantharidinhaltigen Käfer abhalten.

Beim Fotografieren eines Eipakets am 30.07.2018, erschien eine Feldwespe (*Polistes dominula* Christ, 1791) (Abb. 37) und erfasste mit den Mandibeln einige der ebenfalls Cantharidin enthaltenden Eier.



Abb. 36 Junges Rotkehlchen, welches 2019 an mehreren Tagen auftauchte (a), die Käfer aus der Luft fing (b) und anschließend fraß (c). Fotos: H. Bahmer



Abb. 37 Prädation eines Geleges durch eine Haus-Feldwespe. Foto: H. Bahmer

3.10.2 Fliegen an Gelegen

In einzelnen Fällen konnten Fliegen (indet.) an Gelegen mit gerade schlüpfenden Larven beobachtet werden (Abb. 38), oder wie sie (*E. hilaris*) Reste von Larven-Clustern zur Nahrungsaufnahme aufsuchten, die aus wenigen toten Larven bestanden (Abb. 39) (vgl. auch Kap. 3.5.3).



Abb. 38 Fliege an Gelege mit gerade schlüpfenden Larven. Foto: H. Bahmer

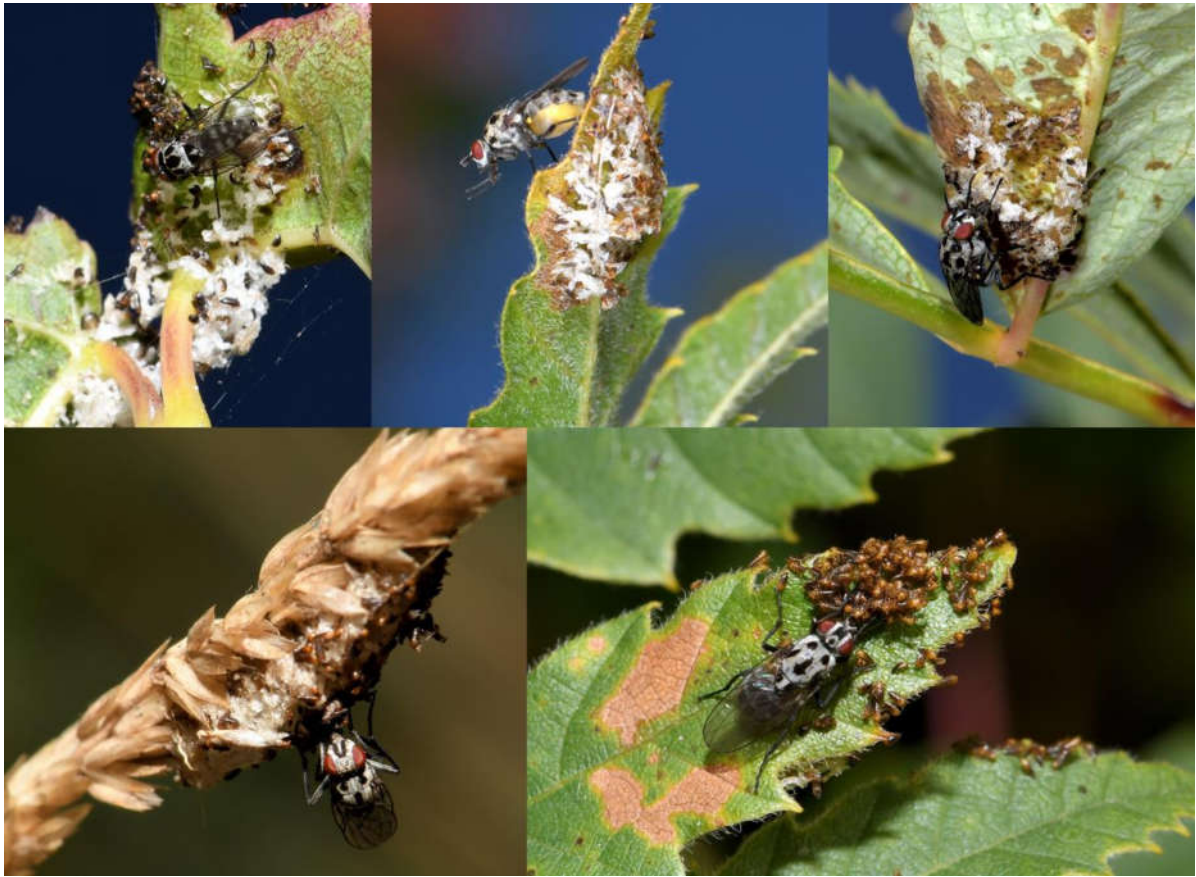


Abb. 39 Abgestorbene Larven-Cluster werden u.a. von Fliegen der Art *Eustalomyia hilaris* zur Nahrungsaufnahme aufgesucht. Fotos: H. Bahmer

3.10.3 Melanismus bei *St. analis*

Tiere von *St. analis* zeichnen sich morphologisch u.a. durch die orangefarbenen Flügeldecken aus, die an deren Spitze schwarz gefärbt sind. Unter anderem wird dieses Merkmal in der Erstbeschreibung der Nominatform der Art durch Schaum (1859) genannt.



Abb. 40 Typische Färbung (Nominatform) von *Stenoria analis*. Foto: H. Bahmer

Am 14.8.2020 fiel ein Exemplar von *St. analis* auf, welches sich durch komplett schwarze Flügel auszeichnete. Es handelte sich um ein Weibchen, welches im weiteren Verlauf noch Eier ablegte (Abb. 41a, b). Am 20.08.2020 entdeckten wir zudem unter den fliegenden Käfern noch ein schwarzes Männchen (Abb. 41c, d). Bereits der Erstbeschreiber Schaum (1859) als auch Kraatz (1875) berichten, dass neben den Tieren mit ziegelroten Elytren und schwarzen Elytrenspitzen (Abb. 40) ganz schwarze Formen als Sammlungsexemplare existieren, die als „var. nigra“ Knoch beschrieben werden (vgl. auch Lückmann 2017).

In der fünfjährigen Beobachtungszeit dieser Käferpopulation waren dies die beiden einzigen dunkel gefärbten Exemplare, die gesichtet wurden. Obwohl bei der Vielzahl umherfliegender Tiere weitere Exemplare auch übersehen worden

sein könnten, ist Melanismus von *St. analis* an diesem Standort nicht häufig. Auch von anderen Standorten in Deutschland sind dunkel gefärbte Exemplare bisher nicht gemeldet bzw. nicht bekannt.



Abb. 41 Schwarze Form von *Stenoria analis*; Weibchen (oben), Männchen (unten). Fotos: H. Bahmer

4 Diskussion

4.1 Herkunft des Käfers

Der 2016 zum ersten Mal in Gießen nachgewiesene Seidenbienen-Ölkäfer hat sich bis 2020 im Botanischen Garten etabliert. Von 2017 bis 2020 konnte an diesem Standort in jedem Jahr die gesamte Entwicklung beobachtet werden. Wo der Käfer allerdings 2016 hergekommen ist, bleibt unklar. Die bis 2016 bekannten Fundorte liegen mehr als 80 km weiter im Südwesten bzw. Süden, so dass das Gießener Exemplar die Strecke vermutlich nicht zurückgelegt haben kann. Es ist daher anzunehmen, dass es zwischen Gießen und den südlichen Fundstellen noch andere, bisher nicht bekannte Vorkommen von *St. analis* gab. Weiterhin muss neben dem in Gießen 2016 beobachteten männlichen Käfer auch mindestens ein Weibchen den Weg in den Botanischen Garten gefunden haben, wurde am 01.09.2016 bei der Paarung einer Efeu-Seidenbiene eine große Zahl Triungulinen auf dem Thorax des Bienenmännchens beobachtet (Frommer & Bahmer 2016), zwei Tage später auch ein Weibchen mit einigen Triungulinen (vgl. Abb. 32).

4.2 Phänologie von *St. analis*

Die Beobachtungen zur Phänologie decken sich zum großen Teil mit den Erkenntnissen von Lückmann (2017), der einen Aktivitätszeitraum von der letzten Juli- bis zur ersten Oktober-Dekade angibt mit einem Hauptaktivitätszeitraum im August, wobei Funde im Juli und ab Mitte September eher die Ausnahme darstellen.

Die mitunter festgestellte Störung der Paarung durch andere Männchen deckt sich mit den Beobachtungen von Weibel (2019), der von ähnlichen Sichtungen berichtet.

4.3 Reproduktionsvermögen und Larvenentwicklung von *St. analis*

Die festgestellten Mindestgelegegrößen von 117 bis 335 Eiern bestätigen die Zusammenstellung von Lückmann (2017), der Zahlen von ca. 100 bis 500 Eiern angibt. Damit gehört *St. analis* unter den einheimischen Ölkäfern zu den Vertretern mit den kleinsten Gelegen (vgl. Lückmann & Assmann 2005), was wiederum effektive Wirtsfindungsstrategien erfordert.

Weiterhin lässt die Struktur und die Farbe von Gelegen darauf schließen, dass Weibchen häufiger ihre Eier an bereits vorhandene Gelege platzieren (vgl. auch

Lückmann 2017, Weibel 2019), was zu größeren Larven-Clustern führt. Ob diese gegenüber den normal großen Aggregationen einen Vorteil besitzen, bleibt hier leider offen.

Zwar spricht vieles dafür, dass die Weibchen des Seidenbienen-Ölkäfers nur ein einziges Mal Eier ablegen, aber letztlich konnte dies nicht final geklärt werden.

Die festgestellte Entwicklungsdauer von 15 bis 24 Tagen vom Ei bis zum Schlupf der Larve deckt sich mit den zusammenfassenden Angaben von Lückmann (2017), der Zeiten von 12 bis 19 Tagen nennt.

4.4 Wirtsfindung

Die Wirtsfindung der Triungulinen von *St. analis* ist bisher nicht eindeutig geklärt. Die Bildung der für *St. analis* sehr typischen Larven-Cluster, die auf kooperativem Verhalten beruht (vgl. Saul-Gershenz & Millar 2006 für entsprechende Beobachtungen bei *Meloe franciscanus* Van Dyke, 1928) lässt jedoch vermuten, dass diese hierbei eine zentrale Rolle spielen dürften. Nach Lückmann (2017) gibt es in der Literatur zwei sehr gegensätzliche Erklärungsansätze. Der erste besagt, dass die Triungulinen-Masse, die sich an einem Blatt befindet, zu einer Art „Tröpfchen“ zusammenfindet, die an einer Art Kordel hängt welche an dem Blatt befestigt ist. Unter dem Gewicht des Larven-Clusters verlängert sich die Kordel nach und nach, bis sie schließlich irgendwann reißt und die Aggregation auf den Boden fällt. Während die auf dem Blatt verbliebenen Larven ein neues Larvenkonglomerat bilden, der sich wiederum an einem Faden abseilt und später erneut abreißt, bleiben die herabgefallenen Larven noch einige Zeit zusammen, strömen auseinander und suchen dann entweder aktiv die Nester ihrer Wirte auf oder erklimmen blühende oder nicht blühende Pflanzen und versuchen, die Bienen zu ergreifen, wenn diese sich am Boden niederlassen oder sich auf den Pflanzen absetzen. Während die Bildung von an Fäden hängenden Larven-Clustern ein regelmäßiges Phänomen war, konnten ein Abreißen der Aggregationen, ein anschließendes Auseinanderströmen der Triungulinen und Aufsuchen der Nester nie beobachtet werden. Während das Reißen der Aufhängung durchaus wahrscheinlich erscheint, halten wir ein aktives Aufsuchen der Bienennester durch die einzelnen Triungulinen für unwahrscheinlich, da die Triungulinen stets versuchen zu aggregieren. Zudem können die Entfernungen zwischen Bienennestern und Eiablageort mehrere Meter betragen, was wiederum diese Strategie nicht erfolgversprechend erscheinen lässt. Eher ist damit zu rechnen, dass abgefallene Larven-Cluster vor Ort erneut Aggregationen bilden, die dann

aber in Bodennähe wären, sofern der Cluster beim Herunterfallen nicht auf anderen Vegetationsstrukturen landet. Solche Konglomerate könnten von männlichen Bienen gefunden und möglicherweise als Weibchenimitat angesehen werden (s.u.).

Im Gegensatz zu dem oben beschriebenen Erklärungsansatz zur Wirtsfindung formulierten Vereecken & Mahé (2007) und Mahé (2008) die These, dass die Larven-Cluster die Männchen von *C. hederæ* anlocken, in dem sie das Sexualpheromon der Weibchen imitieren. Eine ähnliche Vermutung hatte bereits zuvor Moenen (in lit.) aufgrund der großen Anzahl an Triungulinen auf Männchen von *C. hederæ*. Ein analoge Wirtsfindung wurde durch Haferník & Saul-Gershenz (2000) und Saul-Gershenz & Millar (2006) für *M. franciscanus* beschrieben. Die Anlockung der *Colletes* Männchen mit solchen Clustern gelang Mahé und Vereecken jedoch nur, wenn sie diese in Efeu-Seidenbienen Kolonien transferierten und auch nur dann, wenn noch keine Bienenweibchen aktiv waren. Moenen (in lit.) konnte Entsprechendes in eigenen Versuchen nicht nachstellen. Und auch Weiser (2016) und Weibel (2019) stellten solche Translokationsversuche erfolglos an. Während Mahé und Vereecken von einer chemischen Mimikry ausgehen (ohne dies aber zu belegen), hält Moenen eine chemische sowie optische Täuschung für möglich.

Unsere Beobachtungen scheinen die anlockende Wirkung der Larven-Cluster zu bestätigen, die die Bienenmännchen zu Pseudokopulationen verleiten, und zwar sowohl wenn man Larvenaggregationen in die Bienenkolonien einbringt (Translokationsversuche in 2017 und 2018), aber auch außerhalb der Kolonien bis zu einer Entfernung von zehn Metern, die größte Entfernung zwischen der Bienenkolonie und einem Gelege bzw. Cluster. Während die Bienenmännchen die Cluster z. T. zu mehreren anfliegen, sobald die Aggregationen in der Kolonie platziert wurden, wurden Cluster inspizierende Männchen und Pseudokopulationen außerhalb der Kolonie zwar regelmäßig beobachtet, jedoch nie so häufig wie innerhalb der Kolonie und nie mit mehreren Männchen. Entscheidend für die mögliche anlockende Wirkung der Cluster ist zu diesem Zeitpunkt, dass die Bienenweibchen noch nicht aktiv sind. Dies dürfte auch der Grund gewesen sein, warum entsprechende Versuche von Moenen, Weibel und Weiser nicht zu Kontakten der Männchen mit den Clustern führten.

Ein eindeutiger Nachweis einer ausschließlich chemisch bedingten Anlockung der Männchen durch die Cluster konnte durch uns nicht erbracht werden. Jedoch kann die zweimalige Beobachtung eines Anflugs und die folgenden Kontakte der Männchen mit einem hinter einem Blatt befindlichen Larvenkonglomerat (vgl. Abb. 24) ein Hinweis auf die Existenz einer chemisch bedingten Anlockung sein. Eine solche Mimikry müsste dann sehr artspezifisch

auf die Männchen von *C. hederæ* wirken und könnte erklären, warum man die Triungulinen von *St. analis* i. d. R. in großer Anzahl auf ihnen findet, während bei anderen Wildbienenarten meist nur einzelne Larven zu finden sind. Eine mögliche chemische Mimikry ließe sich nur eindeutig durch entsprechende Wahlversuche belegen. Und so eindrucksvoll eine solche Fähigkeit wäre, so gibt es doch auch Gründe, die zumindest gegen eine ausschließlich chemische Mimikry sprechen. So erscheint es unwahrscheinlich, dass sich ein solch artspezifischer Duft evolvieren und herausselektionieren kann, wenn *St. analis* sich gleichzeitig auch bei anderen *Colletes*-Arten und anderen Bienengattungen entwickeln kann. Denn die Triungulinen entwickeln sich z. B. auch bei *C. succinctus* (Linné, 1758) (vgl. Mayet 1875, Beauregard 1890), die wahrscheinlich auch Wirt von *St. analis* in Ostdeutschland ist. Zudem gibt es nach Friederichs (1901) einen Nachweis einer Larve des Seidenbienen-Ölkäfers in einem *Andrena*-Nest und schließlich hat man Triungulinen nicht nur an *C. hederæ*, sondern auch an anderen Bienen gefunden (vgl. Lückmann 2017).

Demzufolge würde viel für eine optische Mimikry sprechen. Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, dass Männchen von *C. hederæ* nicht nur Larven-Cluster anfliegen. So berichtet Saxton (2009), dass die Tiere sich innerhalb der von ihm untersuchten Kolonie auf männliche Artgenossen, nicht partnersuchende Weibchen, Ohrenkneifer, Asseln sowie eine Spinne der Gattung *Dysdera* Latreille, 1804 gestürzt haben. Außerhalb der Kolonie überflog eine kleinere Zahl Männchen Efeublüten und ergriffen dort pollensammelnde Weibchen, andere Männchen, soziale Wespen, Schwebfliegen und Schmeißfliegen. Könnte es sich also bei den beobachteten Anflügen auf die Larven-Cluster schlicht um Zufall gehandelt haben? Natürlich ist dies möglich, aber die Bildung dieser auf Kooperation basierenden Cluster, wie sie nur noch von *M. franciscanus* aus der Mojave-Wüste in Kalifornien bekannt ist und für die eine chemische Mimikry nachgewiesen wurde (Saul-Gershenz & Millar 2006), ist zu aufwendig, als dass es sehr unwahrscheinlich ist, wenn ihnen keine Bedeutung zukommen würde.

Während unsere Beobachtungen Erklärungsansätze zur Wirtsfindungsstrategie der Triungulinen von *St. analis* geben, müssen diese durch z. B. Wahl- und Attrappenversuche verifiziert werden. Erste, einfache Selektionsversuche (Finger, Wattestäbchen, Efeu-Seidenbiene) legen zwar nahe, dass die Larven zumindest einer gewissen Selektion bzgl. der Eignung anfliegender Insekten fähig sind, reichen aber bei weitem nicht zur Klärung der Fragestellung aus. Daher wären Versuche, ähnlich wie sie von Saul-Gershenz & Millar (2006) durchgeführt wurden, notwendig.

Grundsätzlich setzen die mit Abstand niedrigsten Reproduktionsraten im Vergleich zu anderen heimischen Meloiden-Arten (Lückmann & Assmann 2005) eine effektiv Wirtsfindungsstrategie voraus. Unseren Erkenntnissen nach lassen sich, unabhängig von der Frage nach der Art einer möglichen Mimikry, zwei entscheidende Phasen im Ölkäfer-Bienen System unterscheiden:

- Die erste wichtige Phase der Wirtsfindung ist der Zeitraum zwischen dem Schlupf der Triungulinen und dem Erscheinen der Bienenweibchen. In diesem Zeitraum ist für die Larven die Wahrscheinlichkeit auf ein Bienenmännchen zu gelangen am höchsten, da diese noch nicht durch die Pheromone der Weibchen angelockt werden. Dieser Zeitraum betrug 2020 etwa zweieinhalb Wochen. In dieser Phase scheinen die Larven-Cluster für die Bienenmännchen eine hohe Attraktivität darzustellen, in der es zu Pseudokopulationen und im Zuge dessen zum Übertritt der Triungulinen auf die Bienen kommt. Die Wahrscheinlichkeit für Larven, danach noch auf ein Männchen zu gelangen ist solange deutlich verringert, bis alle Weibchen verpaart und nicht mehr für die Männchen attraktiv sind. Erst danach scheinen die Cluster als vermeintliche Paarungsmöglichkeiten für die Bienenmännchen wieder interessant zu werden. Verpaarte Weibchen werden von den patrouillierenden Männchen meistens ignoriert (Bischoff et al. 2004, Saxton 2009).
- Die zweite wichtige Phase beginnt mit Erscheinen der Weibchen und endet mit dem Beginn der Nistaktivitäten. Während dieser Zeit wechseln die Triungulinen von den Bienenmännchen auf die Bienenweibchen über. Die Weibchen von *C. hederæ* paaren sich i. d. R. nur ein einziges Mal, gelegentlich aber auch bis zu dreimal (Saxton 2009) und beginnen bald darauf mit den Nistaktivitäten (Bischoff et al. 2004, Saxton 2009). Danach stattfindende Paarungsversuche der Männchen werden meistens abgewehrt (Westrich mdl.), so dass es nicht zu einem längeren Kontakt kommt, der für die Triungulinen nötig wäre, um auf die Weibchen zu gelangen. Die Paarung dauert nach Saxton (2009) im Mittel etwa 5 Minuten (Minimum: 1,5 Minuten; Maximum: 14 Minuten) und gibt den Triungulinen die Gelegenheit ihre senkrechte Position auf dem Thorax zu verlassen und auf das Weibchen zu klettern. Da die Bienenweibchen nicht alle gleichzeitig, sondern über einen mehrere Tage dauernden Zeitraum schlüpfen, dauert die Paarungsphase länger als nur bis zum Erscheinen der ersten Weibchen. Bei der von Saxton (2009) untersuchten Kolonie waren dies mindestens 20 Tage, eine Zeitspanne, die in etwa auch für die Untersuchung in 2020 gilt. Damit besteht nach dem jetzigen Kenntnisstand ausschließlich in diesem Zeitfenster für die Triungulinen die Möglichkeit von den Männchen auf die Weibchen überzuwechseln und schließlich in das Nest zu gelangen. Danach

sich noch auf den Bienenmännchen befindende oder gelangende Triungulinen dürften dazu keine Gelegenheit mehr finden. Ebenfalls keine Chance mehr auf ein Bienenweibchen zu wechseln haben Triungulinen bereits vor dem Ende der Paarungsphase, wenn sie sich auf einem Männchen befinden, dass sich bereits gepaart hat, denn nach Saxton (2009) paaren sich die männlichen Bienen nur ein einziges Mal. Dies scheint allerdings für Pseudokopulationen nicht zu gelten, da es Männchen gab, die mehrfach von den Clustern getäuscht wurden (vgl. Abb. 26).

Die weiteren Vorgänge im Bienenneest und die Entwicklung der Ölkäferlarven zur Imago beschreibt eindrucksvoll Mayet (1875).

Die Nester von *C. hederæ* umfassen nach Bischoff et al. (2004) zwischen vier und sechs Zellen, wobei die Zahl nach Angabe der Autoren noch größer sein dürfte. Bei entsprechend großen Kolonien der Efeu-Seidenbiene ist es leicht vorstellbar, dass dort die Anzahl an Seidenbienen-Ölkäfern leicht mehrere hundert oder tausend ausmachen kann, wie z.B. auf dem Michaelsberg und Kaiserberg bei Untergrombach (Weiser 2016). Und es stellt sich deshalb u. a. die Frage, welchen Einfluss dieser Parasitierungsdruck auf die Entwicklung einer Bienenkolonie von *C. hederæ* haben kann. Der räumlich begrenzte Trockenrasen im Botanischen Garten Gießen stellt daher ein spannendes Freilandlabor zur Untersuchung dieser und weiterer, mit dem Ölkäfer *St. analis* zusammenhängender Fragen, dar.

Dank

Ohne das Mitwirken verschiedener Personen wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Deshalb danken wir dem Präsidenten der Justus-Liebig-Universität Gießen Prof. Dr. Joybrato Mukherjee, dem wissenschaftlichen Leiter des Botanischen Gartens Prof. Dr. Volker Wissemann sowie dem Technischen Leiter des Botanischen Gartens Holger Laake für die Erlaubnis zur Nutzung des Botanischen Gartens für unsere Untersuchungen.

Dem Gärtnermeister Michael Jaeger gilt unser Dank für die Pflege des Sandtrockenrasens, was die Voraussetzung für die Besiedlung durch verschiedene Insekten ist.

Für Informationen zu Fragen der Paarungsbiologie der Efeu-Seidenbiene bzw. für die Beschaffung entsprechender Literatur danken wir Dr. Ulrich Frommer,

Prof. Dr. Michael Kuhlmann und Dr. Paul Westrich. Stefan Tischendorf und Jürgen Peters unterstützen uns bei der Bestimmung der Wespen bzw. Fliegen.

Annelies Polenz danken wir für die Überlassung eines seltenen Fotos, das die Paarung von *C. hederæ* zeigt und bei dem das Bienenmännchen Träger von Triungulinen ist.

Und schließlich gilt unser Dank Christine Lückmann für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

Bahmer, H. (2016): Was da kreucht und fleucht. Die geheimnisvolle Tierwelt des Botanischen Gartens in Gießen. – Gießen, 288 S.

Bahmer, H. (2020): Platz ist in der kleinsten Sandkiste – Insekten des Sandtrockenrasens im Botanischen Garten in Gießen. – Jahrbuch Naturschutz in Hessen 19: 12-13.

Beauregard, H. (1890): Les insectes vesicantes. – Ancienne Librairie Germer Bailliere, Paris Saint Germain, 544 S.

Bischoff, I., Eckelt, E. & M. Kuhlmann, (2004): On the biology of the Ivy-Bee *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, 1993 (Hymenoptera, Apidae). – Bonner Zoologische Beiträge 53: 27-36.

Friederichs, K. (1901): Neue mecklenburgische Käfer. – Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg 55: 169-172.

Frommer, U. & H. Bahmer (2016): Erstnachweis des Ölkäfers *Stenoria analis* (Schaum, 1859) (Coleoptera: Meloidae) für Hessen. – Hessische Faunistische Briefe 35 (1/3): 49-52.

Hafernik, J. & L. Saul-Gershenz (2000): Beetle larvae cooperate to mimic bees. – Nature: international weekly journal of science 405: 35-36.

Kraatz, G. (1875): Ueber *Sitaris analis* Schaum und *Colletis* Mayet. – Deutsche Entomologische Zeitschrift 19 (2): 320.

Lückmann, J. (2009): *Stenoria analis* (Schaum 1859) (Coleoptera: Meloidae): Verfolgung der Ausbreitung in Deutschland und anderen europäischen Ländern durch Nachweise an der Efeu-Seidenbiene *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich 1993 (Hymenoptera: Colletidae). – bembix 29: 36-39.

- Lückmann, J. (2017): Zur Verbreitung des Seidenbienen-Ölkäfers *Stenoria analis* SCHAUM, 1859, in Europa nebst Anmerkungen zur Ökologie und Biologie (Coleoptera: Meloidae). – Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz 13(3): 637-678.
- Lückmann, J. & T. Assmann (2005): Reproductive strategies of nine meloid beetles from Central Europe (Coleoptera: Meloidae). – Journal of Natural History 39 (48): 4101-4125.
- Mahé, G. (2008): Observations en Loire-Atlantique (France) de *Stenoria analis* (SCHAUM) (Coleoptera, Meloidae), cleptoparasite de *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH (Hymenoptera, Colletidae). – Osmia 2: 11-15.
- Mayet, V. (1875): Mémoire sur les mœurs et les métamorphoses d'une nouvelle espèce de coléoptères de la famille des vésicants de *Sitaris colletis*. – Annales de la Société Entomologique de France, ser. 5, 5: 65-92.
- Niehuis, M. & J. Lückmann (2013): *Stenoria analis* (SCHAUM, 1859) – neu in Westdeutschland (Coleoptera: Meloidae). – Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz 12 (3): 1021-1028.
- Saul-Gershenz, L. S. & J. G. Millar (2006) Phoretic nest parasites use sexual deception to obtain transport to their host's nest. – Proceedings of the National Academy of Science in the United States of America 103: 14.039-14.044.
- Saxton, S. M. (2009): Observations on the sexual behaviour of the ivy bee: *Colletes hederæ* (Schmidt & Westrich) (Hymenoptera: Apoidea). – Entomologist's Monthly Magazine 145 (1745-1747): 177-192.
- Schaum, H. R. (1859): Beiträge zur europäischen Käferfauna. – Berliner Entomologische Zeitschrift 3: 42-59.
- Vereecken, N. J., Dufrêne, P., Lückmann, J., Devalez, J., Raemakers, I. & M. A. Bologna (2010): Synthèse des observations récentes de *Stenoria analis* (SCHAUM) (Coleoptera, Meloidae) en France et dans les régions voisines. – Osmia 4: 1-4.
- Vereecken, N.J. & G. Mahé (2007). Larval aggregations of the blister beetle *Stenoria analis* (SCHAUM) (Coleoptera: Meloidae) sexually deceive patrolling males of their host, the solitary bee *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH (Hymenoptera: Colletidae). – Annales des Société des Entomologique de France 43: 493-496.
- Weibel, U. (2019): *Stenoria analis* (Schaum, 1859) – Beobachtungen zur Phänologie und Eiablage und zum Verhalten der Triungulinen-Larven (Coleoptera: Meloidae). – Entomo Helvetica 12: 69-75.
- Weiser, P. (2016): Aktuelle Beobachtungen des Neubürgers *Stenoria analis* SCHAUM 1859, in Nordbaden (Coleoptera: Meloidae). – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart 51: 63-68.